довательно, существует полная возможность скрещивания между ними. Поэтому говорить о каких-либо „расах" нет оснований.

Культурный карп мечет икру в Европе весной, причем икрометание происходит в большинстве случаев один раз, но часто наблюдается и повторное выметывание икры. Это объясняется тем, что у дикого сазана, как я указывал в цитированной выше работе (а), икрометание порционное, которое у культурного карпа не всегда может наблюдаться вследствие специфических условий прудового хозяйства, но все же часто имеет место. Это показывает, что способность к порционному икрометанию осталась и у культурного карпа. Культурный европейский карп, перевезенный на о. Яву, резко изменил характер икрометания, так как стал нереститься в течение круглого года с промежутками в 6—8 недель между отдельными икрометаниями (Bénas). Это можно поставить в связь с резкими изменениями экологических условий, так как на о. Яве вегетационный период, при очень высокой температуре воды, продолжается в течение круглого года.

Необходимо также подчеркнуть, что изменение экологических условий может менять характер икрометания у одной и той же самки в различные годы. Например, самок культурного карпа в прудовом хозяйстве заставляют метать икру только один раз. Однако, если в следующем году их поместить в соответствующие условия, то можно вызвать у них многократный нерест.

Приведенные примеры показывают, что под влиянием экологических условий тип икрометания у некоторых видов рыб может меняться. Это изменение состоит преимущественно в том, что меняется характер перехода яичника из II стадии в III. При единовременном икрометании вся порция икры, которая должна быть выметана весной, обособляется еще осенью и ее дальнейшее развитие и созревание происходит одновременно; при порционном же икрометании это выделение протекает постепенно, благодаря чему овоциты в ближайший нерестовый период созревают не одновременно. Таким образом, под влиянием экологических условий у части овоцитов фазы однослойного фолликула, из которых состоит основная масса яичника II стадии, изменяется темп развития при переходе в следующую фазу (начала вителлогенеза), что сказывается к моменту икрометания неодновременным созреванием всех овоцитов. Благодаря этому икрометание приобретает порционный характер.

Ограниченность точных данных о циклах изменения яичников костистых рыб не позволяет с достаточной ясностью дать характеристику способности различных видов менять тип икрометания. Однако можно предполагать, что у одних видов, например, у окуня, щуки тип икрометания является стойким, а у других, например, у многих видов карповых, может подвергаться под влиянием экологических условий значительным изменениям.

Гораздо шире распространены у костистых рыб явления ускорения и замедления созревания яичников. Эти явления бывают двух родов. Во-первых, имеются колебания сроков нерестового периода, наблюдающиеся у всех рыб вследствие того, что икрометание каждого вида рыб происходит при определенных экологических условиях (например, температура воды, течения, доступность прохода на определенные места нереста и т. д.), которые фиксированы в сравнительно узких пределах. Эти экологические условия колеблются из года в год, например, сроки таяния льда, наступления паводка и т. д., а поэтому колеблются и сроки нерестового периода рыб. Во-вторых, при значительных изменениях экологических условий время созре-

вания половых желез меняется настолько резко, что не укладывается в вышеуказанные сравнительно краткие сроки колебаний продолжительности нерестового периода. Можно привести следующие примеры значительного изменения сроков созревания самок под влиянием экологических условий. Самки культурного карпа в Северной и Средней Европе созревают в возрасте 4 лет. Перевезенные на о. Яву, они стали созревать в 1,5—2 года. То же явление наблюдалось и при завозе культурного карпа из северных областей СССР на рисовые поля Средней Азии (под Ташкентом), где часть самок достигла половозрелости в 2 года [Мейен (с)].

Как показало гистолого-эмбриологическое изучение, созревание яичников культурного карпа в Московской области происходит следующим образом. В конце лета у сеголеток (мальков 4—5 месяцев) яичники находятся в I или, по научно-промысловой терминологии, в ювенальной стадии [1]. Переход во II стадию начинается в июне—июле следующего года. II стадия (рис. 3) обладает типичными чертами, характерными для этой стадии у большинства костистых рыб. II стадия продолжается до конца третьего лета жизни самки культурного карпа, когда появляются первые признаки перехода яичника в III стадию. Этот переход характеризуется появлением одиночных овоцитов в фазе начала вителлогенеза (рис. 4), основная же масса яичника состоит из овоцитов фазы однослойного фолликула. В переходной стадии II—III яичник остается в течение третьей зимы жизни самки и летом следующего, четвертого года от момента рождения переходит в III стадию. III стадия продолжается в течение четвертого лета жизни самки и осенью переходит в IV стадию, которая продолжается всю зиму. Весной следующего года яичник переходит в V стадию, т. е. самки карпа в Московской области становятся половозрелыми, имея полных 4 года от роду. Таким образом, II стадия продолжается 14—15 месяцев, переходная стадия (II—III) — 8—9 месяцев, а III стадия — 3,5—4 месяца.

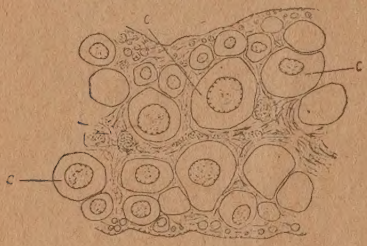

Рис. 3. Яичник II стадии зрелости двухлетней самки культурного карпа. Июль. Московская область

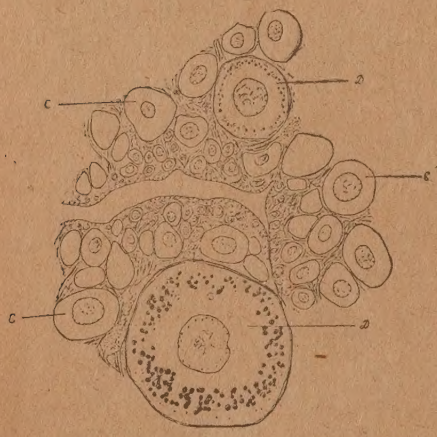

Рис. 4. Яичник II—III стадии зрелости трехлетней самки культурного карпа. Сентябрь. Московская область

В дельте Волги часть самок сазана достигает половозрелости в 4 года, причем цикл созревания яичников протекает так же, как и у культурного карпа Московской области, а часть самок созревает в

[1] Половые железы костистых рыб доювенальной стадии не видны невооруженным глазом. Это состояние половых желез можно обозначить как нулевую стадию.

3 года. У последних цикл созревания яичников короче. Именно, I стадия имеет ту же продолжительность, т. е. до начала второго лета жизни, приблизительно до середины июня. II стадия продолжается с середины июня второго лета до середины августа третьего лета жизни самки, когда начинается переход яичника в III стадию, т. е. II стадия продолжается 12—13 месяцев. III стадия продолжается 1,5—2 месяца, с середины августа до конца сентября, когда яичник переходит в IV стадию.

В Средней Азии у самок культурного карпа II и III стадии продолжаются с конца первого лета жизни до конца второго лета, т. е. длятся всего около 12—13 месяцев.

Сопоставление скорости созревания самок сазана и культурного карпа, достигающих половозрелости в различном возрасте, дано на рис. 5.

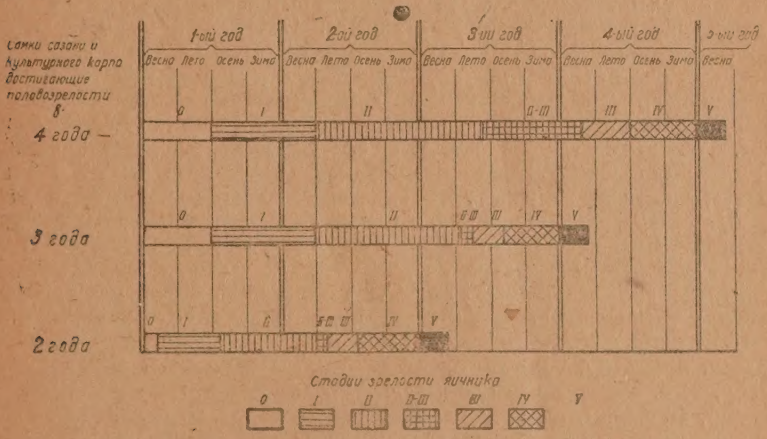

Рис. 5. Сопоставление сроков созревания самок сазана и культурного карпа, достигающих половозрелости в различном возрасте, по стадиям зрелости

При сопоставлении длительности II и III стадии у самок культурного карпа в Московской области и в Средней Азии, а также дикого сазана в дельте Волги можно видеть, что скорость созревания преимущественно определяется длительностью пребывания яичника во II стадии. Так, у самок культурного карпа Московской области и у части самок дикого сазана в дельте Волги, созревающих в 4 года, II стадия продолжается в течение 14—15 месяцев. К этому надо добавить длительность переходной стадии (II — III) в 8—9 месяцев, которая отличается преобладанием овоцитов фазы однослойного фолликула, характерных для II стадии. Таким образом, яичники находятся во II и II—III стадиях в течение 22—24 месяцев. У самок дикого сазана, достигающих половозрелости в 3 года, II стадия длится 12—13 месяцев, а переходная II—III—1—1,5 месяца, а всего 13—14,5 месяцев. У самок культурного карпа, перевезенного в Среднюю Азию, II стадия длится 7,5—9 месяцев. Следовательно, продолжительность II стадии зрелости, которая характеризуется преобладанием в яичнике овоцитов фазы однослойного фолликула, зависит от экологических условий. Из последних основное значение, повидимому, имеют температура воды и длительность вегетационного периода.

Резкие колебания в продолжительности сроков пребывания яичника во II стадии наблюдаются у северо-каспийской воблы [Мейен

(b)]. У неполовозрелых особей эта стадия начинается после I стадии, т. е. с июня—июля второго года жизни самки, и продолжается приблизительно до августа третьего года. Таким образом, она длится 12—14 месяцев. У половозрелых особей нормально II стадия начинается после окончания VI стадии, т. е. с конца июня—начала июля, и продолжается до конца августа или начала сентября. Таким образом, у половозрелых самок нормальная продолжительность II стадии равняется 1,5—2,5 месяцам [1].

В некоторых случаях продолжительность II стадии зрелости яичника половозрелых самок воблы может быть значительно больше. Это случается тогда, когда идущие на нерест косяки воблы по тем или иным причинам (например, из-за сильных выгонных ветров) не могут достигнуть мест икрометания. Отсутствие возможности провести икрометание в нормальные сроки вызывает дегенерацию в яичнике тех овоцитов, которые должны были созреть и быть выметанными во время очередного нереста. Процесс резорбции дегенерированных овоцитов продолжается 2—3 месяца, что не дает возможности расти тем овоцитам, которые должны нормально созреть к следующему икрометанию. Эти овоциты остаются в фазе однослойного фолликула до весны следующего за неудавшимся икрометанием года. Только с этого срока, т. е. с начала нового вегетационного периода, они получают возможность нормально развиваться и достигают зрелости к весне второго года после несостоявшегося нереста. Таким образом некоторое число самок воблы, которое, по Дементьевой, в Эмбенском районе Каспийского моря достигает 7,8—17,6%, пропускает два нерестовых периода: первый раз вследствие неблагоприятных гидрологических и метеорологических условий весеннего периода, нарушающих нормальную экологическую обстановку нереста, а во второй раз — вследствие задержки нормального развития той порции овоцитов, которая должна была бы созреть в следующую весну, т. е. вследствие ненормального физиологического состояния особей, вызванного нарушением обычного цикла созревания яичников. Это подтверждается, кроме гистолого-эмбриологического изучения яичников воблы, нахождением в мае в предустьевом пространстве Волги крупных самок 4—5-летнего возраста с яичниками II стадии зрелости. Половозрелость их подтверждалась как размером в 24—25 см, так и нерестовыми марками на чешуе за предшествующие годы.

Последнее явление заслуживает особенного внимания, так как доказывает, что рыба, вследствие смещения нормального цикла созревания яичника, находится в необычном физиологическом состоянии и реагирует совершенно иначе на экологические условия. Действительно, самки воблы, имеющие яичники в IV стадии зрелости, входят в дельту Волги, а половозрелые самки, обладающие яичниками во II стадии зрелости, находящиеся одновременно в одном и том же месте предустьевого пространства Волги с первыми, остаются в море. Следовательно, в зависимости от того, в какой стадии зрелости находятся половые продукты рыбы, находится и ее поведение относительно совершенно одинаковых экологических условий.

Зависимость между состоянием зрелости гонад, экологическими условиями и поведением особи наиболее ясно выражена у рыб с резкими границами между различными периодами их биологического цикла, например, у проходных рыб. У рыб же, жизненный цикл кото-

[1] У сазана и культурного карпа, ввиду наличия порционного икрометания [Мейен (a)] у половозрелых особей, VI стадия, минуя II, непосредственно переходит в III и даже в III—IV.

рых протекает на ограниченном пространстве, например, у озерных и прудовых, эта зависимость выражена менее резко, но все-таки может быть установлена.

Вышеприведенные данные о половом цикле воблы показывают, что у нее продолжительность II стадии зрелости или, иначе говоря, сроки пребывания основной массы овоцитов в фазе однослойного фолликула под влиянием изменяющихся экологических и физиологических условий могут очень сильно колебаться.

Другой пример резкого колебания продолжительности II стадии зрелости можно наблюдать у трески. По данным Sivertsen, треска достигает обычно половозрелости в 3—4 года, но в некоторых случаях этот возраст увеличивается до 9 лет, причем яичники в течение всего этого долгого периода остаются во II стадии зрелости.

Приведенные выше сопоставления скорости созревания самок со стадиями зрелости яичников позволяют несколько уяснить наблюдающиеся у рыб колебания в возрасте достижения половозрелости. Как известно, почти у всех рыб возраст достижения самками половозрелости может колебаться в пределах 1—2, а иногда и больше лет (конечно, это не относится к рыбам, которые достигают половозрелости в возрасте меньше одного года). Весьма вероятно, что это объясняется длительностью II стадии зрелости яичника, как это было показано на примере сазана и культурного карпа.

Резкие колебания длительности II стадии зрелости костистых рыб объясняются тем, что основная масса яичников состоит из овоцитов в фазе однослойного фолликула. Эта фаза обладает следующими чертами. Фолликул овоцита характеризуется наличием вытянутых мелких ядер, расположенных одним слоем и лежащих на близком расстоянии друг от друга. Оболочка овоцита ясно выражена и не имеет еще радиальной исчерченности. Цитоплазма имеет мелкозернистое строение. Иногда встречаются одиночные вакуоли, но не содержащие желтка. Циркумнуклеарная зона часто более или менее сильно выражена. Желточное ядро, имеющее вид овального тела, располагается эксцентрично в периферийной части овоцита. Ядро имеет нежную ахроматиновую сеть, в которой расположены хромосомы. Последние состоят из ахроматиновой оси, вдоль которой расположены мелкие зернышки хроматина. По периферии ядра расположены очень многочисленные (несколько сот штук) неодинаковой величины ядрышки. Эта общая характеристика фазы однослойного фолликула является одинаковой у рыб, принадлежащих к семействам, очень далеким в систематическом отношении. Поэтому можно полагать, что эта фаза является общей для всех костистых рыб.

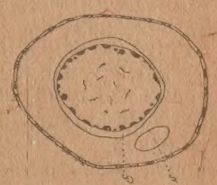

Рис. 6. Схематическое изображение овоцита фазы однослойного фолликула. *P*—циркумнуклеарное пространство, *N*—желточное ядро

На рис. 6 схематически изображен овоцит этой фазы.

В это схематическое описание овоцитов фазы однослойного фолликула я сознательно не включаю описания „колец прироста" некоторых авторов и другие цитоплазматические образования. Хотя ряд авторов (Гербильский, Franz, Hibbard et Parat, Champy и Gley, Wheeler и др.) описывают в цитоплазме овоцитов этой фазы различные структуры, например, аппарат Гольджи, митохондрии, хондриосомы и т. д., однако детального сравнительного изучения описываемой фазы не было произведено, и до настоящего времени этот вопрос еще недостаточно изучен, чтобы характеризовать фазу вполне определенными цитоплазматическими структурами. Мне также постоянно приходилось

наблюдать в овоцитах „кольца прироста", но, принимая во внимание, что эти образования встречаются или отсутствуют в овоцитах одной и той же величины и в одних и тех же яичниках, я воздерживаюсь от определенного суждения об их природе впредь до более детального цитологического изучения. Овоциты фазы однослойного фолликула соответствуют фазе С, установленной мной у окуня, „третьему периоду покоя", описанному Franz у камбалы, и „стадии IV" у культурного карпа, приводимой в работе Гербильского. В отношении последней, т. е. стадии IV, у Гербильского надо сделать следующие оговорки. Гербильский описывает сезонные изменения в овоцитах зеркального карпа „стадии III и IV" (по его обозначению). На стр. 245 он пишет:

„Прижизненные исследования в растворе Рингера без витальной окраски и с окраской нейтралротом не обнаружили никаких образований в плазме овоцитов стадии III и IV летнего периода (температура воды 18—23°). Плазму этих овоцитов можно считать оптически пустой, если не принимать во внимание мельчайших „микросом", выступающих довольно отчетливо при некотором затемнении поля зрения. Подобные же наблюдения в овоцитах зимнего и весеннего периода (температура воды от 2 до 10°) обнаруживают резко очерченное циркумнуклеарное кольцо, состоящее из блестящей, весьма густой зернистости, одевающей ядро широким (до половины толщины всей плазмы) слоем. Кроме этого образования, в плазме овоцитов видны вакуоли правильной округлой формы".

Аналогичные сезонные изменения структуры овоцитов были также описаны Champy и Gley. У Cottus gobio небольшие овоциты одинакового размера имеют различное строение летом и в период нереста. Летом ядрышки располагаются по периферии, в цитоплазме начинается „растрескивание" (особая структура, описываемая этими авторами), хромосомы приобретают зернистый вид; в период нереста у этих овоцитов имеется большое центральное ядрышко, периферические вакуоли, хромосомы имеют тенденцию располагаться в виде букета. Champy и Gley так объясняют это явление:

„Мы думаем, что может быть дано следующее логическое объяснение этого явления: летом все овоциты находятся в периоде быстрого анаболизма, животные хорошо питаются, ничто не мешает росту яиц; перед нерестом мелкие овоциты находятся в состоянии остановки развития, как это показывают их постоянные размеры во время между весной и временем нереста. У голодающих животных они также находятся в состоянии остановки развития; регрессивный катаболизм касается в первую очередь крупных яиц, но относительное голодание не допускает анаболизма и мелких яиц" (стр. 235).

Из приведенных цитат видно, что Champy и Gley, а также Гербильский склонны рассматривать некоторые структуры в овоцитах как способные претерпевать обратные превращения под влиянием физиологического состояния рыбы. Например, Гербильский пишет:

„Процесс возвращения в летнее состояние овоцитов „теплой группы" выражается в уменьшении и местами полном исчезновении циркумнуклеарного слоя и в запустевании вакуол. Последнее наблюдение позволило нам сделать заключение о происхождении пустых вакуол, изредка находимых в летнем материале путем резорбции их содержимого с наступлением благоприятной для обмена веществ температуры" (стр. 247).

Из этой цитаты следует, что процессы превращения овоцитов из „зимнего" состояния в „летнее" являются обратимыми. Такой же вывод можно сделать и из описания структур овоцитов у голо-

дающих рыб, даваемого Champy и Gley. Мне кажется, что такие выводы вряд ли верны. Процесс развития овоцитов есть последовательная смена ряда фаз, строго следующих друг за другом. При помощи изменения физиологических условий (например, голода, температурного режима) можно вызвать ускорение или замедление превращения овоцитов из одной фазы в другую. Можно также вызвать неодновременное развитие всей группы созревающих овоцитов, как это бывает при порционном икрометании, но вызвать нормальное превращение овоцитов из более поздней фазы в более раннюю так же невозможно, как нельзя этого достигнуть для эмбриона. Утверждения вышеуказанных авторов объясняются тем, что ими не была установлена строгая последовательность фаз развития овоцитов, которой можно добиться только при сопоставлении всех морфологических структур овоцитов (ядерных, цитоплазматических и оболочки), причем размеры овоцитов могут служить только вспомогательным средством, так как они подвержены сильным индивидуальным колебаниям. Таким образом, Гербильскому при помощи изменения температурного режима удалось вызвать ускорение превращения одних фаз развития овоцитов в другие, но не „возвращения" „зимнего" состояния в „летнее".

На основании всего сказанного видно, что устанавливаемая мною фаза однослойного фолликула охватывает довольно большой период развития овоцитов и, возможно, будет разделена в дальнейшем, при более детальном изучении цитоплазматических структур (строение ядра и оболочек во весь этот период остается постоянным), на несколько более мелких подразделений, однако, в указанных мною границах одной фазы. Основное отличие этой фазы в морфологическом, физиологическом и биологическом отношении от последующей, т. е. фазы первоначального накопления желтка или, иначе говоря, начала вителлогенеза, состоит в том, что, во-первых, она может длиться очень долго, во-вторых, ее длительность может сильно колебаться, в-третьих, в фазе начала вителлогенеза появляются первые зернышки желтка. Поэтому фазу однослойного фолликула можно назвать превителлиновой. На основании изучения развития и роста овоцитов и полового цикла самок нескольких видов костистых рыб, принадлежащих к семействам, далеким друг от друга в систематическом отношении (сельди, карповые, окуневые, сом), я пришел к выводу, что появление в овоцитах желтка означает их переход в новый, последний период их развития—период большого роста. Для всех фаз этого периода характерно, что их длительность может колебаться в сравнительно узких пределах, причем, чем старше овоцит, тем меньше становятся сроки его пребывания в одной фазе. Если же овоциты периода большого роста не имеют возможности развиваться нормально, то они не могут надолго задерживаться в развитии и начинают дегенерировать. В особенности это ясно обнаруживается у зрелых овоцитов, которые у некоторых видов рыб начинают дегенерировать, если наступление нормальных условий нереста замедляется даже на очень короткий срок. Таким образом, образование желтка в цитоплазме является резкой границей между указанными двумя фазами овоцитов.

Из вышеприведенных примеров видно, что ускорения и замедления полового цикла под влиянием экологических причин происходят преимущественно вследствие укорочения или удлинения II стадии зрелости или, иначе говоря, в продолжительности пребывания овоцитов в фазе однослойного фолликула, которые составляют основную массу яичника в это время. Таким образом, изменение длитель-

ности этой стадии вызывает смещение всего цикла в целом. Поскольку изменяется длительность II стадии, постольку изменяются и сроки наступления периода икрометания со всеми вытекающими отсюда последствиями, т. е. временем подхода к местам икрометания, длительностью хода и т. д. С другой стороны, время икрометания, изменяющееся вследствие ежегодно колеблющихся гидро-метеорологических условий, также влияет на весь последующий ход развития полового цикла рыб. Таким образом, благодаря одновременному действию физиологических и экологических причин, могут меняться как длительность различных стадий зрелости гонад, так и время икрометания. Время нереста сказывается на сроках появления молоди, ее дальнейшем росте и созревании, в особенности у рыб с порционным икрометанием, так как у последних сроки появления молоди, происходящей из икры различных порций, очень колеблются. Например, у сазана и пузанка в дельте Волги промежуток между первым и последним икрометанием одной и той же самки может достигать 1—1,5—2 месяца, а у сома 2—2,5 месяца. Все эти причины могут вызвать резкую разницу во времени икрометания различных косяков одного и того же вида, обитающих в одном и том же районе. В частности, у проходных и полупроходных рыб это сказывается на продолжительности их пребывания в море, длительности хода и т. д. Скорость развития и роста у различных особей стада является неравномерной, что в значительной степени определяется временем нереста, размерами икринок, из которых они вылупились, и окружающими их экологическими условиями [Мейен (d)]. Эта неравномерность роста отдельных особей сказывается и на скорости созревания половых желез. Отсюда становится понятной разновременность созревания особей стада одного и того же вида рыб.

Размах колебаний сроков созревания зависит как от видовых особенностей особей, так и от их индивидуальных черт. Видовые различия рыб в отношении смещений полового цикла в настоящее время почти не изучены, но об их существовании можно судить по косвенным показателям. Например, у одних видов рыб икрометание в одном и том же водоеме протекает быстро, в 1,5—2 месяца, а у других в течение 3—4 месяцев и больше. Такие отличия можно объяснить тем, что не все виды рыб одинаково требовательны к определенным условиям икрометания. Например, у одних рыб нерест может происходить в сравнительно узких температурных границах, а у других в гораздо более широких. Можно предположить, что у некоторых рыб способность изменять сроки созревания половых продуктов очень велика, но она ограничивается климатическими условиями.

Ускорение и замедление скорости созревания яичников объясняют некоторые основные черты биологии проходных и полупроходных рыб. Например, распределение и миграции воблы в море зависят от стадии зрелости половых продуктов, созревание которых происходит у отдельных особей с различной скоростью (Дементьева).

Резкие уклонения от нормального биологического цикла некоторых особей воблы, примеры которых были приведены выше, также определяются изменением нормальной скорости созревания яичников.

Аналогичные явления наблюдаются и в биологии проходных рыб. Например, гистолого-эмбриологическое изучение яичников Caspialosa kessleri (Grimm) и C. volgensis (Berg), как в предустьевом пространстве, так и в низовьях дельты выяснило, что они находятся на стадиях III—IV и IV. Этому соответствует и высота подъема этих производителей вверх по реке. Самки, входящие в реку с яичниками в IV стадии зрелости, созревают скорее и мечут икру ниже по тече-

нию, чем самки, попадающие в реку с яичниками в стадии III—IV. Самый нерест в реке может происходить только при определенных экологических условиях, из которых особенно большое влияние имеет температура воды. Продвижение в реке зависит также и от этих факторов, так как сельди поднимаются вверх по течению до тех пор, пока не найдут необходимых условий для нереста. Таким образом, неодновременное созревание особей одного и того же вида вызывает большие колебания в распространении ареала икрометания на очень большие расстояния и в сроках икрометания, растягивающегося на 1—1,5 месяца. Это усугубляется тем, что у каспийских сельдей имеется порционное икрометание. Границы ареала икрометания колеблются, например, у C. kessleri от Замьян до Васильсурска и выше, а у C. volgensis от низовьев дельты Волги до Тетюшей. Колебания границ распространения ареала икрометания, т. е. подъема производителей по реке сказывается:

1) на месте и времени вылупления молоди,

2) на длительности ее ската в море, т. е. пребывания в реке,

3) на возрасте, в котором она попадает в море,

4) на календарных сроках, в которые она скатывается в море, так как молодь одного и того же вида скатывается в море весной, летом или осенью, т. е. попадает в различные экологические условия, что в свою очередь определяет дальнейшие ее рост и созревание.

Аналогичные явления неодновременного созревания особей и большого колебания границ ареала миграций и мест икрометания наблюдаются у мурманской сельди (Clupea harengus Linné), половой цикл которой впервые изучен Наумовым. Интересно попутно отметить, что у мурманской сельди и у каспийских сельдей (род Caspialosa), форм, довольно близких в систематическом отношении, наблюдается очень большое сходство в морфологии овоцитов, но тип икрометания у них различен: у Clupea harengus имеется единовременное икрометание, а у рода Caspialosa порционное. Это нельзя не сопоставить с совершенно иными экологическими условиями икрометания этих форм.

Благодаря резким колебаниям в созревании гонад, времени икрометания, длительности и дальности миграционных путей, а также ската молоди, различные особи одного и того же вида рыб, а иногда потомство одной и той же самки, попадают в совершенно иные условия обитания или, иначе говоря, в экологические ниши. Например, одни особи C. kessleri мигрируют от Южного Каспия до верховьев Волги и Камы, а другие подымаются только до Замьян. Очевидно, что и они сами и их потомство попадают в совершенно различные биологические условия. Поэтому вполне законно допустить, что таким образом может быть положено начало сперва биологическому обособлению, а затем и расхождению морфологических признаков, которые могут быть закреплены отбором.

Все сказанное можно резюмировать следующим образом.

1. Рыбы на одни и те же экологические условия реагируют различно, в зависимости от их физиологического состояния, в котором решающее значение имеют стадии зрелости половых желез, нормальное развитие которых может протекать только при определенных экологических условиях.

2. Под влиянием экологических условий половые циклы могут изменяться и смещаться. Эти процессы могут протекать двояким путем:

во-первых, у некоторых видов рыб может изменяться тип икрометания, например, единовременное икрометание может превращаться в порционное и обратно;

во-вторых, протекание полового цикла может смещаться во времени, вследствие чего происходит ускорение или замедление прохождения различных стадий зрелости.

3. Наибольшие смещения полового цикла во времени падают на II стадию зрелости яичника, в продолжение которой основная масса яичника состоит из овоцитов в фазе однослойного фолликула.

4. Основные черты строения овоцитов фазы однослойного фолликула одинаковы у всех изученных видов и поэтому можно полагать, что эта фаза характерна для всех костистых рыб.

5. В биологическом и физиологическом отношении фаза однослойного фолликула характеризуется способностью значительно изменять свою длительность под влиянием экологических условий. Поэтому овоциты этой фазы могут оставаться в течение очень большого срока, у некоторых видов рыб измеряемого годами, в покое (конечно, относительном).

6. Длительность II стадии зрелости яичника преимущественно определяет как сроки первого нереста самок, так и последующих икрометаний.

7. В свою очередь время нереста определяет сроки всех последующих стадий зрелости и периодов икрометания. Таким образом, у половозрелых самок после первого икрометания половой цикл протекает при взаимодействии двух основных факторов, изменяющихся под влиянием экологических и физиологических причин, длительности II стадии зрелости и времени икрометания.

8. Смещение полового цикла и времени икрометания у некоторых особей стада одного и того же вида под влиянием экологических и физиологических причин вызывает растянутость сроков нереста и выхода молоди из икры, что особенно резко сказывается у рыб с порционным икрометанием.

9. Большие колебания в размерах икринок одной и той же самки и в сроках вылупления молоди из икры вызывают ее неравномерный рост и созревание, усугубляемые экологическими причинами.

10. Резкие изменения сроков и ареала икрометания, выхода молоди из икры, неравномерность ее роста, созревания и дальнейшего распределения способствуют тому, что изменяется экологическая ниша обитания для части особей стада одного и того же вида. Этим может быть положено начало сперва биологическому обособлению, а затем и расхождению морфологических признаков, которые могут быть закреплены отбором.

Лаборатория промысловой ихтиологии
Всесоюзного научно-исследовательского института
морского рыбного хозяйства и океанографии

Поступило
17. III. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Гербильский Н. Л. Арх. анат., гист. и эмбр., XXI, в. 2, 1939.
Дементьева Т. Ф. Тр. Всес н.-и. ин-та мор. рыб., х-ва и океаногр., X, 1939.
Дрягин П. А. Изв. Всес. н.-и. ин-та озерн. и реч. рыб. х-ва, XXI, 1939.
Мейен, В. А. (a) Изв. АН СССР. Отд. биол. наук, 3, 1939; (b) Тр. Всес. н.-и. ин-та мор. рыб. х-ва и океаногр., XI, 1940; (c) Разведение рыбы на рисовых полях, М.-Л. (1940); (d) ДАН, XXVIII, в. 7, 1940.
Наумов В. М. Рыб. хоз., 11, 1939.
Bénas J. C. R. de l'Acad. d'Agric. de France, 27, 1932.
Champy C. et Gley P. Arch. d'anat. microscop., XIX, 1923.
Franz V. Wissensch. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland, IX, 1909.
Hibbard H. et Parat M. Bull. d'histol. appl., V, 8, 1928.
Sivertsen. Repp. on Norweg. Fish and Marine Invest., IV, 10, 1935.
Wheeler J. F. G. Quart. Journ. of Micr. Sci, 68, part. IV, 1924.

V. A. MEYEN VARIABILITY OF SEXUAL CYCLES OF THE TELEOSTEOUS FISH FEMALES

Summary

1. Different fishes react differently on the same ecological conditions depending on their physiological state; the stage of maturity of the sexual glands plays a decisive rôle in the latter; normal development of these glands may proceed only at definite ecological conditions.

2. Under the influence of ecological conditions the sexual cycles may vary and shift. These processes may pass in two directions. In the first place for some species of fish the type of spawning may vary: either the ova may be laid once at a time or they may be expelled by batches; the first form of spawning may turn into the second and vice versa. Secondly, the sexual cycle may be shifted in time; as a result follows the acceleration or the retardation of the process in various stages of maturity.

3. The maximum shiftings of the sexual cycles more frequently affects the second stage of maturity of the ovary during which the main mass of the ovary consists of the ovocites in the phase of a single-layered folliculis.

4. The main features of the structure of the ovocites in the phase of a single-layered folliculis are the same for all of the studied species, permitting to suppose that such a phase is characteristic for all the teleosteous fishes.

5. In the biological and physiological sense the phase of a single-layered folliculis is characterised by a capacity of considerably changing its duration under the influence of ecological conditions.

For this reason the ovocites in this phase may remain in a state of comparative rest during considerable lengths of time; for some species of fishes this time is measured by years.

6. The length of the second stage of maturity of the ovary chiefly determines the time of the first spawning as well as of the next successive spawnings of a female fish.

7. The time of spawning, in its turn, determines the periods of all the successive stages of maturity of the ovary, as well as the successive times of expelling the ova. Thus, for the female fishes after they had expelled their ova for the first time, the sexual cycle in the period of sexual maturity, passes under the interaction of the following two fundamental factors: length of the second stage of maturity and time of expelling the ova. Both factors vary under the influence of ecological and physiological causes.

8. Shifting of the sexual cycles and of the time of expelling the ova under the influence of ecological and physiological causes brings about the prolongation of time of spawning and of hatching the larvae for some individual females of the same shoal and same species of fish. This is particularly true for fishes with batch spawing.

9. Great variations in the size of the ova of the same female, as well as in the duration of hatching the larvae lead to an ununiform growth and maturing of the progeny which is again emphasized by ecological causes.

10. Variations in the duration and area of spawning, of hatching the fry, the variability in its growth and maturity, as well as in the distribution of progeny may result in the change of the ecological niche of population for a certain part of the representatives of the same shoal and species. As a consequence the beginning of a biological isolation may take place, followed by the divergence in morphological characters, which finally may be fixed by natural selection.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отдёление биологич. наук № 2, 1944 Classe des sciences biologiques

И. В. ЛЕБЕДЕВ

О НЕКОТОРЫХ ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫХ ИЗ КОЛЬЧУГИНСКОЙ СВИТЫ КУЗБАССА

(*Представлено академиком А. А. Борисяком*)

В 1939 г., по поручению палеонтологического кабинета Западносибирского геологического управления, мною обработана небольшая коллекция пелециподовой фауны, собранной И. Н. Звонаревым в Новоосиновском районе Кузбасса во время геолого-разведочных работ. В коллекции около 70 образцов, относящихся к 11 видам. Но она оказалась весьма интересной по сохранности материала и разрешает ряд спорных вопросов внутренней организации пелеципод.

Состав фауны пелеципод

В коллекции, имевшейся у меня, представлены два рода: Anthracomya Salter и Microdontella n. gen.

Род Anthracomya Salter

К этому роду относится большинство пелеципод кольчугинской свиты. В описываемой коллекции имеется пять видов этого рода, уже ранее описанных Халфиным из ильменско-ерунаковского разреза:

1. Anthracomya subparallela Khalf.
2. Anthracomya thernyschewi Khalf.
3. Anthracomya zwonarevi Khalf.
4. Anthracomya fedotowi Khalf.
5. Anthracomya porrecta Khalf.

Anthracomya zwonarevi Халфиным описывался как Anthracomya n. sp. cf. curtata Brown.

На одном из образцов Anthracomya subparallela, представленном внутренним ядром правой створки, сохранились ядро зубных лунок, соответствующих зубам левой створки, и отпечатки зубов правой створки (рис. 14).

По ним довольно легко устанавливается, что в левой створке имеется один длинный гребневидный задний зуб и удлиненно-пирамидальный кардинальный зуб. Длина заднего зуба достигает 2 мм при длине раковины около 12 мм, а длина кардинального зуба всего лишь 0,5 мм.

В правой створке (по отпечатку на ядре) ясно намечается один кардинальный зуб, расположенный ниже переднего зуба левой створки. Позади макушки, повидимому, имелись два боковых зуба с длинной зубной лункой между ними, в которой и помещался задний зуб левой створки. Ясно сохранился след только от нижнего заднего

зуба, верхний же восстанавливается с трудом, но на ядре правой створки, выше заднего левого зуба, имеется очень неглубокая удлиненная тонкая ямка, которая, возможно, является следом слабо развитого верхнего зуба или же отпечатком просто несколько утолщенного верхнего края замочной площадки.

Таким образом формула замочного аппарата имеет характер:

$$\frac{L: m\,1\,m\,C\,o}{R: x\,m\,1\,o\,C}$$

если в этой формуле *x* является боковым зубом, то описываемый замок существенно отличается от замка Anthracomya Salter, замок которого состоит из одного бокового и одного кардинального зуба, и очень близок к замку Unio phillips, но элементы замочного аппарата у описываемого образца тогда расположены в обратном порядке, чем у рода Phillips.

Природу *x*, вследствие плохой сохранности, на своем образце я не мог выяснить, а потому родовая принадлежность образца исчерпывающим образом не установлена. Будущие исследования должны показать, имеется ли здесь замок рода Salter, или же „обратный" замок Unio. Но я склонен рассматривать его именно как „обратный" замок Unio, ибо, как выше указывалось, и передний и задний зубы правой створки расположены ниже зубов левой створки, а при таком положении шарнир замка оказывается неустойчивым.

Microdontella n. gen.

Диагноз. Раковина овального, эллиптического, округленного, яйцевидного или округленно-треугольного очертания развита в длину, равностворчатая, неравносторонняя, вздутая. Задний край раковины шире, передний несколько сужен.

Наибольшая выпуклость створок находится ниже макушек, откуда поверхность створок постепенно и плавно понижается вниз и назад. По направлению к переднему краю понижение сильнее, в связи с чем передняя часть раковины кажется более выпуклой, чем задняя.

Массивные и заостренные макушки направляются вперед. Над замочным краем они сильно приподняты, друг от друга далеко отставлены и от средины спинного края смещены вперед.

Имеются глубокие щиток и луночка.

Замочный край непрямой, под макушками плавно изогнут, с задним и передними краями он образует тупой угол. Замок состоит из многочисленных тонких пластинчатых зубов, насаженных перпендикулярно замочному краю. Связковая лунка отсутствует. На 1 мм длины замочного края приходится 8—9 зубов. Отношение толщины зубов к длине, как 1 к 5—8. Наиболее крупные зубы находятся под макушкой, а к концам замочных площадок они уменьшаются. Задняя ветвь замочной площадки длиннее передней от 1,5 до 4 раз. Зубов на задней ветви насчитывается до 30 и более, на передней соответственно меньше.

Связка наружная, амфидетная.

Отпечатки мускулов овальные, равные; мантийная линия простая.

Скульптура состоит из равных концентрических бороздок, образующих широкие в различной степени выпуклые полоски или валики, и тонких, изящных знаков роста. Иногда наблюдается вторичная тонкая радиальная струйчатость.

Генотип—Microdontella problematica n. sp.

В коллекции имеется более 50 образцов, представленных ядрами различной сохранности. Перекристаллизованная известковая раковина сохранилась только на некоторых образцах. В последнем случае на веществе раковины наблюдается вторичная тонкая радиально-лучистая струйчатость с шелковистым отливом. Этот признак не является свойственным только роду Microdontella, он наблюдается и на некоторых раковинах Anthracomya.

Большинство раковин раздавлено и помято, так что первичная форма не всегда может быть восстановлена.

Следы таксодонтного замка обнаруживаются на всех образцах, но, естественно, на ядрах имеются только негативные отпечатки замочного аппарата. Отдельные зубы, насколько можно установить по скудным остаткам, имели форму прямых пластинок с расширенным основанием. Наиболее крупные зубы расположены под макушкой.

Замочная площадка сильно утолщена. На раздавленных образцах она часто выдавлена через створки раковины.

Следы связки я наблюдал только на двух образцах. Оба они представлены ядрами раскрытых створок, причем на одном (голотип вида tomiensis) верхний край раковины сохранился полностью, а на другом имеется только верхний задний край. На обоих ядрах между верхними краями створок имеется тонкий и высокий продольный валик, от передних концов макушек протягивающийся к заднему краю. Появление этого валика можно объяснить простым заполнением породой пространства, лежащего под связкой между раскрытыми створками. Разумеется, такой валик наиболее просто может образоваться в том случае, когда связка от одной створки к другой перекидывается в виде арки, выпуклой кверху, а под ней имеется свободное пространство, что можно наблюдать у некоторых современных унионид.

Вдоль этого валика у моих образцов от собственно связки сохранился отпечаток в виде тонкой продольной вдавленности или бороздки.

Мускульные отпечатки на моих образцах не сохранились, но Халфин мне показывал ядра с двумя равными овальными бугорками на месте мускулов. На тех же образцах сохранился след простой мантийной линии.

Сравнения. По устройству замка род Microdontella наиболее близок к роду Palaeomutela Amal.

Основные отличия рода Microdontella n. gen. от Palaeomutela Amal.

Palaeomutela Amal.	Microdontella n. gen.
1. Замок состоит из многочисленных неправильных зубчиков и полос	1. Замок состоит из многочисленных правильных пластинчатых зубов
2. Зубы по отношению к замочному краю имеют косвенное направление	2. Зубы расположены перпендикулярно замочному краю
3. На середине замочной площадки зубы часто перерываются	3. Зубы пересекают всю замочную площадку
4. Замочный аппарат чрезвычайно изменчив; на основании устройства замка один и тот же вид может быть разбит на несколько видов	4. Замочный аппарат устойчив для всего рода. Видовые отличия ограничиваются длиной замочного края и отношением длины передней ветви замочной площадки к задней
5. Передний край раковины широкий, задний — сужен	5. Передний край несколько уже заднего
6. От макушек к нижнему заднему краю проходит киль	6. Киля нет
7. Впереди макушек имеется вдавленность	7. Вдавленности нет

Из нукулид к Microdontella близок род Anthroconeilo Girty, но замочный аппарат последнего состоит из многочисленных мелких зубов в переднем ряду и немногих крупных зубов в заднем (Girty).

Еще более отличаются замки пелеципод семейства Ctenodontidae. Все типы замка Ctenodontidae образуются угловатыми зубами или комбинацией угловатых и пластинчатых зубов. В замке Microdontella угловатые зубы не встречаются. К тому же ветви замочной площадки ктенодонтеллид под макушкой прерываются или же эта часть замочной площадки покрыта более мелкими зубами, а у Microdontella наиболее крупные зубы находятся под макушкой. Систематическое положение рода Microdontella не совсем ясно. По характеру замка он не может быть включен ни в одно из семейств фаций Carbonicola и Palaeomutela. Единственное семейство, с которым можно сравнивать Anthracosidae Amal., относится к гетеродонтам, тогда как род Microdontella имеет таксодонтный замок.

Настоящие таксодонты из фаций Carbonicola и Palaeomutela мне не известны, а отличие от наиболее близких морских таксодонт указывалось выше. В связи с этим следовало бы выделить новое семейство микродонтеллид, но я считаю это преждевременным по двум причинам. Во-первых, потому что Microdontella изучена на неполном, фрагментарном материале; во-вторых, потому что систематика пелеципод этих фаций вообще слабо разработана. Случайное выделение нового семейства при этих условиях едва ли принесло бы пользу. Поэтому вопрос о систематическом положении рода Microdontella я оставляю открытым. В моей коллекции имеется 6 видов этого рода; из них Microdontella janischewski n. sp. и Microdontella tomiensis Rag. описывались и раньше, но включались в разные родовые группы. Янишевский считал возможным вид Concinna janischewski включить в род Posidonomya, Рагозин относит ее к роду Abiella, а Халфин — к роду Palaeomutela. Вид tomiensis Рагозиным и Федотовым включается в состав рода Abiella, а Халфиным — в состав рода Palaeomutela. Род Abiella Rag. установлен на кузбасском материале. Самые характерные его диагностические признаки: „раковина обычно эллиптической формы. Замочный край прямой. Передний край ниже заднего. Брюшной край выпуклый, очень плавно сливается с передним и задним краями. Макушки плохо заметные. Они располагаются ближе к переднему краю. Створки выпуклые. Наибольшая выпуклость сосредоточена в области макушек“ [Рагозин (b)].

Автором Abiella включена в семейство Prokopievskii, которое в целом отнесено к группе палеоконха. К этому диагнозу Федотов (b) добавляет, что у Abiella concinna „черты отряда Anisomyaria ясно выражены“.

Генотип рода Abiella автором не указывается, но, судя по описанию [Рагозин (a)], им является Abiella ussovi Rag., имеющий прямой замочный край, едва заметные макушки.

В моем распоряжении находился материал лучшей сохранности, чем у предыдущих исследователей, и я мог установить, что виды Concinna janischewski и tomiensis Rag., Рагозиным и частью Федотовым отнесенные к Abiella, имеют непрямой замочный край, сильно выдающиеся макушки и обнаруживают ясно выраженные черты отряда равномускульных. Поэтому я эти два вида отношу к новому роду.

Для анализа всего рода Abiella у меня материала недостаточно, но полагаю, что это родовое название следует сохранить для тех форм, которые, как указывает Федотов, имеют прямой замочный край и черты отряда неравномускульных.

К роду Microdontella я отношу и те формы, которые Федотов (а) описывает как Palaeomutela (?) astartaellaformis и Oligodon plotnikovskiensis. Исключение составляют образцы, описанные Федотовым, как Palaeomutela n. sp., которые скорее всего относятся в Anthracomya.

Microdontella problematica n. sp.
(рис. 4, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 16)

Диагноз. Раковина субовального очертания, равностворчатая, неравносторонняя, вытянутая в длину, вздутая. Наибольшая выпуклость находится ниже макушек, откуда поверхность створок постепенно и плавно понижается к нижнему и задним краям. По направлению вперед понижение сильнее, в связи с чем передняя часть раковины более выпуклая, чем задняя. Отношение длины раковины к толщине составляет 0,2. Задний край широкий, передний чуть сужен. Наибольшая высота проходит через макушку и составляет 0,7 длины раковины. Замочный край непрямой, под макушками плавно согнут; с задним и передним краями образует тупой угол. Замок состоит из многочисленных мелких пластинчатых зубов, насаженных перпендикулярно замочному краю. На задней части замочной площадки зубчиков до 30, а на передней примерно в 2 раза меньше.

Макушки массивные, заострены, направляются вперед. Они далеко отставлены друг от друга, над замочным краем сильно приподняты и от середины спинного края смещены вперед. Расстояние между передним краем и макушкой составляет 0,3—0,4 длины раковины. Имеются глубокие щиток и лунка.

Скульптура состоит из немногочисленных резких концентрических бороздок и слабо выпуклых валиков между ними.

В коллекции имеется более двух десятков образцов этого вида. Большинство образцов представлено отпечатками створок, но в трех случаях имеются слегка сплюснутые ядра с хорошо сохранившимся замочным аппаратом, а на 2 образцах представлены ядра умбональных частей раковин с сохранившимися заостренными макушками, щитком и лункой. На рис. 5 и 6 между макушками, по середине глубокой луночки и глубокого щитка, при наблюдении сверху вдоль замочной линии наблюдается след замка в виде обычной для таксодонтов „пилочки".

Скульптура этого вида отличается значительной изменчивостью; так, на рис. 16 приведена форма, имеющая только 4 резких бороздки, образующие почти плоские полоски. Знаки нарастания на них не обнаруживаются.

Сравнения. Microdontella problematica очень близка к Posidonomya subovato Jones. Более того, я не нахожу никаких внешних признаков, отличающих вид Jones от вида problematica. Единственным отличием является характер замочного края, который у problematica с боковыми краями образует тупой угол, а у subovata сопрягается плавно, и наличие таксодонтного замка, который у вида Jones отсутствует. Кроме того, вид Jones, как указывает Халфин, имеет плоские ушки.

В моей маленькой коллекции нет ни одной формы с настоящими ушками, но имеются формы Microdontella janischewski, имеющие ложные ушки, получившиеся вследствие раздавливания раковины. Этот факт показывает, что „ушки" у кольчугинских пелеципод не могут считаться диагностическим признаком. Затем, характер замочного края обнаруживается только в исключительных случаях и по этому

признаку систематическое положение не всегда может быть установлено.

Таксодонтный замок, в той или иной сохранности, имеется у всех наших образцов. Но и этот признак, повидимому, не является достаточным для разграничения вида problematica от subovata. Самый факт, что хорошей сохранности замки не встречались в богатейших коллекциях Федотова, Халфина и Рагозина, лишний раз подчеркивает, что для сохранения их требуются исключительные условия. В силу этих соображений следовало бы вид problematica отождествить с видом subovata Jones. Далее, возможно, что все пелециподы кольчугинской свиты, ранее отнесенные к роду posidonomya, окажутся таксодонтными. Но для этого нужно изучить материал лучшей сохранности.

Из других представителей рода Microdontella к виду problematica наиболее близок вид janischewski, но он отличается округленно-яйцевидной формой, почти срединным положением макушки и скульптурой, образованной плоскими полосками. Вид tomiensis имеет симметричную овальную раковину.

Microdontella janischewski n. sp.
(рис. 1 и 2)

Posidonomya (?) concinna (Янишевский, табл. 1, рис. 10).
Posidonomya concinna (Рагозин (а), табл. VII, рис. 12, 14, 15, табл. VI, рис. 1, 8.).
Palaeomutela (?) concinna (Халфин, табл. III, рис. 10).

Диагноз. Раковина округленно-яйцевидного очертания, развита в длину, к заднему краю расширяется, передний край несколько уже. Нижний край с задним краем образует дугу почти одного радиуса, с передним краем соприкасается более плавно.

Створки выпуклые, наибольшая выпуклость приходится на переднюю половину створки. Задний край менее выпуклый. Наибольшая высота проходит через макушку и составляет 0,8 длины раковины.

Макушки сдвинуты назад, от переднего края удалены на 0,53 длины раковины. Замочный край составляет 0,6 длины раковины, непрямой, под макушкой плавно изгибается, образуя угол 33—35°; с задним и передним краями он образует тупые углы.

Вдоль замочной площадки располагаются многочисленные мелкие пластинчатые зубчики, число которых впереди и позади макушек около 20 или более.

Скульптура в умбональной части раковины состоит из очень широких, слабо выпуклых валиков, а ниже образована валиками, более узкими и плоскими, разделенными друг от друга резкими бороздками.

В коллекции имеется всего лишь два образца этого вида. Раковина маленькая, раздавлена и несколько помята. Очень интересна сохранность образца, изображенного на рис. 1—2. Он представлен ядром и на нем замочная площадка обнажается в зияющей щели, образовавшейся вдоль всей замочной площадки. Замочная площадка при этом находится значительно ниже верхнего края створки, и концентрические знаки роста, пересекая щель с замочной площадкой, доходят до верхнего края створок. Создается впечатление, что у организма выше таксодонтного замка, на заднем верхнем углу, имелись ушки. Менее выраженное ложное ушко имеется и в переднем верхнем углу. Эта кажущаяся ненормальность, повидимому, объясняется деформацией, вызванной давлением.

Нормальная, не деформированная раковина M. janischewski обладала выпуклыми створками, между которыми, как у M. problematica,

имелись глубокие луночки и щиток. В погребенном состоянии раковина подверглась давлению, направленному перпендикулярно к створкам. При этом у нашего образца правая створка раковины была вплотную надавлена на более толстую замочную площадку, и на ядре, естественно, створка в этом месте прерывается, а в образующейся щели обнажается замочный аппарат.

Приведенный выше диагноз почти полностью совпадает с диагнозом, данным Халфиным для Palaeomutela (?) concinna (Jones), с которой наши образцы и должны быть сопоставлены. Мои замечания и дополнения сводятся к трем пунктам.

1. На образцах Халфина замочный аппарат хуже сохранился и им не описан.

2. Вид janischewski мной ориентируется вперед суженным концом, а не наоборот.

3. Вид Concinna не имеет ясно установленного объема. Jones, установивший этот вид, ограничился схематическим описанием своих образцов, а рисунок, им приведенный, представлен только частью раковины. Изображение раковины впервые дано Янишевским, и все последующие авторы свои образцы сравнивали с изображением, данным им. Но рисунок, приведенный в работе Янишевского, отличается от рисунка Jones и вид Concinna Янишевского, повидимому, не является синонимом вида Jones.

Халфин, давая диагноз виду Concinna в качестве голотипа, принимает вид Янишевского и предлагает от названия Concinna отказаться. Мне кажется, что название Concinna можно оставить для образцов Jones, хотя форма и строение их по-настоящему неизвестны, а образцу Янишевского дать новое название.

Мои образцы по внешнему строению очень похожи на рисунки, данные Янишевским и Рагозиным (a). Образец Халфина имеет более выпуклые широкие концентрические складки.

Что касается форм, описанных Федотовым (b), как Abiella concinna Jones, то последние обладают чертами отряда неравномускульных и, повидимому, составляют особую родовую группу.

Из других представителей рода Microdontella к виду janischewski близок вид problematica, но отличается субовальной формой и макушкой, расположенной ближе к переднему краю.

Microdontella elongata n. sp.

(рис. 3 и 9)

Диагноз. Раковина удлиненно-эллиптическая, вытянута в длину, неравносторонняя. Задний край несколько шире, передний чуть заметно сужен. Нижний край очень слабо изогнут, в средней части почти прямой. Наибольшая выпуклость створок приходится ниже макушек.

Макушки массивные, направлены вперед. Расстояние между передним краем и макушкой составляет 0,3 длины. Замочный край длинный, составляет 0,65 длины раковины, под макушкой слабо изогнут. Задняя часть замочного края прямая, параллельна нижнему краю. Передняя часть замочного края короткая, составляет 0,25 длины задней части.

Скульптура состоит из чуть заметных знаков роста и редких, более резких бороздок. Периостракум сильно морщинистый.

В коллекции имеются четыре образца этого вида. Один из них представляет собой целиком сохранившееся раздавленное ядро створки раковины и часть таксодонтного замка (рис. 3). Макушки

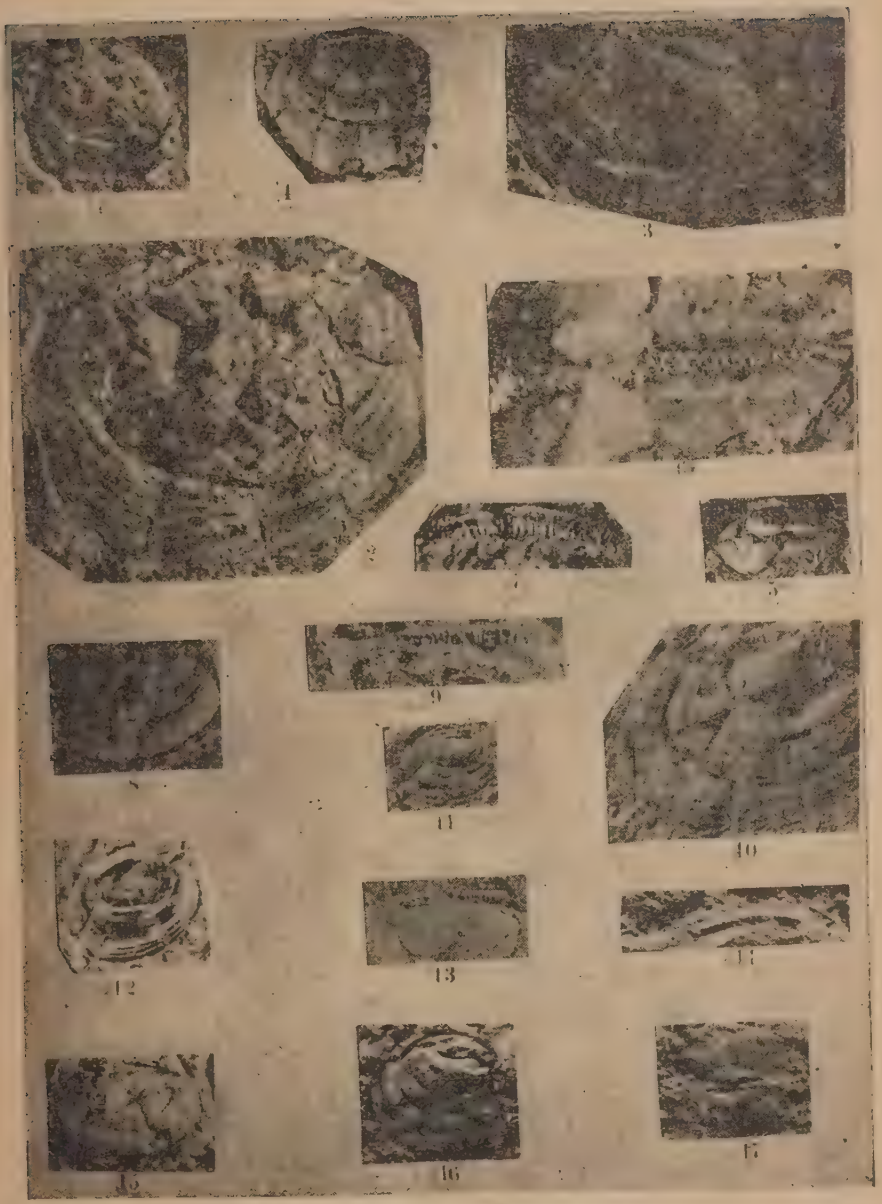

Рис. 1—17 (см. на обороте)

Рис. 1. Microdontella janischewski n. sp., кровля пласта 38. х 3,3
Рис. 2. Microdontella janischewski n. sp., тот же образец. х 9
Рис. 3. Microdontella elongata n. sp., кровля пласта 38. х 7.
Рис. 4. Microdontella problematica n. sp., кровля пласта 38. х 4,5
Рис. 5. Microdontella problematica n. sp., кровля пласта 38, вид сверху. х 3
Рис. 6. Microdontella problematica n. sp., тот же образец. х 10
Рис. 7. Microdontella tomiensis Rag., часть замочного аппарата. Повреждена. Сильно увеличена
Рис. 8. Microdontella problematica n. sp., кровля пласта 38. х 3,7
Рис. 9. Microdontella elongata n. sp., часть замочного аппарата, кровля пласта 38 х 10
Рис. 10. Microdontella problematica n. sp., кровля пласта 38.
Рис. 11. Microdontella problematica n. sp., кровля пласта 38. х 3
Рис. 12. Microdontella problematica n. sp., между пластами 32 и 33. х 1,5
Рис. 13. Microdontella tomiensis Rag., кровля пласта 38. Замочный аппарат. Поврежден. Увеличен
Рис. 14. Anthracomya subparallela Khalf., кровля пласта 38. х 2
Рис. 15. Microdontella tomiensis Rag., кровля пласта 38. х 3,3
Рис. 16. Microdontella problematica n. sp., кровля пласта 38. х 4,5
Рис. 17. Microdontella tomiensis Rag., ядро верхней задней части раковины с сохранившимся ядром связки, кровля пласта 38. х 5

на образцах повреждены и насколько они выступают над замочным краем, установить трудно.

На рис. 9 представлена часть ядра правой створки. На ней хорошо сохранилась задняя ветвь замочного аппарата с многочисленными пластинчатыми зубами. Позади макушки таких зубов насчитывается более 30, причем величина зубов от макушки к концу замочной площадки постепенно уменьшается. Сама раковина на этом образце не сохранилась.

Microdontella elongata по своему внешнему виду и длинному замочному краю приближается к некоторым представителям рода Anthracomya Salter, как, например, Anthracomya fedorovi Khalf., но от них отличается наличием таксодонтного замка. Из представителей рода Microdontella к виду elongata наиболее близок вид problematica; у последней макушки расположены ближе к средине, форма более округлая, спрямленный нижний край не наблюдается. Microdontella microdonta Khalf. отличается субовальной раковиной.

Microdontella microdonta Khalf.

Palaeomutela microdonta (Халфин, табл. IV, рис. 2—7)

Описание. В коллекции имеется всего лишь один, не вполне сохранившийся образец, который может быть сопоставлен с видом microdonta Халфина.

Раковина раздавлена, средних размеров, неравносторонняя, округленная. К заднему краю расширяется, передний несколько сужен. Верхний (замочный) и задний край не сохранились. Поверхность створок покрыта многочисленными тонкими концентрическими линиями, из которых некоторые выражены более резко, чем остальные. Кроме того, на поверхности раковины наблюдается тонкая радиально-лучистая структура.

Размеры: длина 17 мм, наибольшая высота сохранившейся части раковины 13 мм.

По внешнему виду наш образец обнаруживает тождество с раздавленными образцами Palaeomutela microdonta Khalf., который, как указывалось выше, по строению замочного аппарата относится к роду Microdontella. Из других представителей рода Microdontella к виду microdonta наиболее близок вид problematica, но последний никогда не достигает крупных размеров; вид tomiensis отличается симметричной раковиной.

Microdontella tomiensis Rag.

(рис. 7, 13, 15, 17)

Pseudonomya tomiensis (Рагозин (а), табл. VI, рис. 5, 7).
Abiella tomiensis (Федотов (а), табл. X, рис. 13—15).
Abiella subovata Федотов (а), табл. X, рис. 1—2).
Palaeomutela (?) tomiensis (Халфин, табл. III, рис. 11—12).

Диагноз. Раковина овальная, равносторонняя, почти симметричная. Макушки прозогирные, массивные, далеко отставленные, над замочным краем отступают резко, расположены ближе к переднему краю.

Замочный край не прямой, плавно согнутый, составляет половину длины раковины или несколько больше.

Замок состоит из многочисленных мелких таксодонтных зубчиков, насаженных перпендикулярно замочному краю. Передняя часть замочной площадки в 2 раза короче задней,

Связка наружная, гребневидная, длинная, амфидетная, составляет около 0,3—0,4 длины раковины.

Скульптура состоит из резких концентрических бороздок, образующих широкие, слабо выпуклые концентрические полоски, в свою очередь состоящие из ясно выраженных изящных, полосчатых знаков роста. На раковинах иногда наблюдается тонкая радиальная струйчатость вторичного происхождения, отсутствующая на ядрах и отпечатках.

В коллекции имеется 6 образцов этого вида, имеющих различную сохранность. На двух из них имеется зубной аппарат и связка, на остальных сохранились полностью створки и макушки. Все образцы раздавлены, вследствие чего толщина раковины осталась невыясненной. Один из образцов представлен раскрытыми раздавленными створками раковины. В результате давления передние части замочных краев створок разъединены; позади макушек обе створки соединяются хорошо сохранившимся ядром связки.

Связка длинная, начинается впереди макушек и кончается позади их, причем задняя часть связки в 4 раза длиннее передней части. На образце ядро связки имеет вид тонкого и довольно высокого гребня.

Замочный аппарат на этом образце сохранился хуже, но в примакушечной части замочной площадки левой створки ясно выражены мелкие таксодонтные зубчики в количестве около 10 штук. По правой стороне зубы, находящиеся на краях замочной площадки, при препарировке уничтожены, а средняя часть замочной площадки сверху прикрывается ядром массивной макушки.

Замочная площадка и зубы обнажаются в зияющей трещине, образующейся на створках вдоль всей замочной площадки. На ядрах створок наблюдается, особенно впереди макушек, что створки продолжаются значительно выше замочной площадки и как бы образуют несвойственные таксодонтам ушки.

На рис. 15 образец представлен в значительной степени помятой раковиной. При препарировании замочного аппарата макушка была снята, вследствие чего на рисунке образец без макушки. Замочный аппарат в концах замочной площадки и под макушкой слегка поврежден. На рис. 17 изображено ядро верхней части раковины с сохранившимся ядром связки.

Вид tomiensis различными авторами относится к различным видам. Приведенный диагноз сомнений в его систематическом положении не оставляет. Из других представителей рода Microdontella вид tomiensis наиболее близок к виду problematica, но последний отличается субовальной формой, более передними макушками и широкими выпуклыми складками на раковине.

Халфин описал их из верхней половины ильинской и нижней части ерунаковской подсвит кольчугинской свиты. Федотов (а) указывает на находку их также в обеих подсвитах кольчугинской свиты.

О возрасте фауны

Видовой состав описанной здесь фауны исключительно туземный. Ни один из видов, указанных мною, за пределами Кузбасса неизвестен.

В своих монографиях Халфин и Федотов также приводят только туземные формы. По этой причине определение возраста этой фауны сильно затруднено, но тем не менее Халфин и Федотов указывают на ее примерный возраст, причем оба автора ссылаются на

появление элементов пермской фауны родов Palaeomutela Amal., Oligodon Amal. и Palaeonodonta. Более совершенная сохранность пелециподовой фауны моей коллекции твердо устанавливает, что формы, ранее относившиеся к Palaeomutela Amal., принадлежат к иной родовой группе Microdontella n. gen. Судя по рисункам, к роду Microdontella относятся и формы, описанные Федотовым как представители рода Oligodon Amal.

Род Palaeonodonta в кольчугинской свите установлен только по внешнему сходству. Внутреннее строение его не изучено. Я полагаю, что в данном случае также имеется только простое внешнее сходство раковин. Это тем более вероятно, что ряд форм рода Anthracomya, как Anthracomya subparallela Khalf. и некоторые другие, обнаруживают значительное сходство с формами, отнесенными к палеонодонтам. В последнее время Чернышев даже все пермские формы Palaeonodonta отнес к роду Anthracomya Salter. Выше указывалось, что и формы, относимые к Anthracomya Salter по строению замка обнаруживают значительное отличие от рода Salter. Все это показывает, что фауна кольчугинских отложений исключительно туземная и корреляция с угленосными отложениями Европы по фауне пелеципод в настоящее время невозможна.

Вертикальное распространение пелеципод в Новоосиновском районе дано в табл. 1.

Таблица 1

Вертикальное распространение пелеципод[1] в пределах Новоосиновского района

Название	Кровля пласта 38	Между 33 и 34 пластами	Между 33 и 32 пластами	Между 32 и 31 пластами	Между 31 и 30 пластами	Между 16 и 15 пластами	Между 15 и 14 пластами	Кровля пласта 12	Выше пласта 11
Anthracomya subparallela	+	—	—	+	—	—	+	—	—
Anthracomya tschernyschewi	—	—	+	—	—	—	+	—	+
Anthracomya zwonarevi	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Anthracomya fedotowi	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Anthracomya porrecta	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Microdontella microdonta	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Microdontella tomiensis	+	—	—	—	+	—	—	—	+
Microdontella problematica	+	—	+	—	+	—	+	—	+
Microdontella janischewski	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Microdontella elongata	+	—	—	—	—	—	—	—	—

Заключение

В кольчугинских отложениях Новоосиновского района встречено 10 форм пелеципод, относящихся к родам Anthracomya Salter и Microdontella n. gen.

К роду Anthracomya отнесены 5 видов, ранее уже описанных. У вида Anthracomya subparallela Khalf. установлен замочный аппарат,

[1] По данным геолого-разведочных работ в кольчугинской свите Новоосиновского района насчитывается 41 угольный пласт, пронумерованные снизу вверх от № 1 до № 38.

состоящий из одного кардинального и одного длинного заднего зуба в левой створке. В правой створке сохранились один кардинальный зуб и один задний зуб, но выше последнего намечается след, который может быть следом второго заднего зуба или же утолщения верхнего края замочной площадки.

Род Microdontella n. gen. характеризуется таксодонтным замком, равными мускулами, простой мантийной линией. К этому роду отнесено пять форм.

Вся фауна туземная, а потому корреляция с угленосными отложениями других стран в настоящее время невозможна.

Поступило
16. XII. 1940

ЛИТЕРАТУРА

Амалицкий В. П. Прот. Варшавск. об-ва естеств., 1891.
Кротов П. Тр. Геол. ком., IV, 1888.
Нечаев А. Тр. о-ва естеств. при Казан. ун-те, XXVII, в. IV, 1894.
Рагозин Л. А. (a) Тр. н.-и. угольн. ин-та Востокугля, сер. Г, в. I, 1931.; (b) Сб. по геологии Сибири, 1933; (c) Тр. Томск. Гос. ун-та, 88, 1935.
Федотов Д. М. (a) Тр. ЦНИГРИ, в. 97, 1937; (b) Изв. АН СССР, сер. биол., 119, 1938.
Халфин Л. Л. Изв. Томск. инд. ин-та, 60, 1939.
Чернышев Б. И. Пелециподы. Атлас руководящих ископ. фаун СССР. VI. Пермская система, 1939.
Янишевский М. Э. Изв. геол. ком., XVI, № 9, 1927.
Amalitzky W. Palaeontographica, 39, 1892.
Girty G. H. Bull. U. S. Geol. Soc., 544, 1915.
Jones J. R. Geol. Mag., № 5., dec. IV, VIII,1901.

I. V. LEBEDEV. ON SOME PELECYPODS FROM THE KOLCHUGINO SERIES OF THE KUZNETSK BASIN

Summary

In the Kolchugino series of the Novaya-Osinovka region 10 species of pelecypods were found, assigned to genera *Anthracomya* Salter, and *Microdontella* n. gen. To the former genus we refer 5 species previously described. In *Anthracomya subparallela* Khalf. the hinge apparatus consists in the left valve of one cardinal and one long posterior tooth. In the right valve one cardinal and one posterior tooth are preserved but above the latter there is a trace of a second posterior tooth or of a thickening of the upper margin of the hinge area.

The genus *Microdontella* n. gen. is characterised by a taxodont hinge, equal muscles, and a simple mantle line. It comprises 5 species.

The whole pelecypod fauna is endemic, any correlation with the coal-bearing deposits of other countries being in the present impossible.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 2, 1944 Classe des sciences biologiques

А. Д. АДО, И. А. МАССИНО и М. И. УНДРИЦОВ

К ВОПРОСУ ОБ УЧАСТИИ СОЕДИНЕНИЙ ХОЛИНА В МЕХАНИЗМЕ АНАФИЛАКТИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ ИЗОЛИРОВАННОЙ КИШКИ КРОЛИКА

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

Анафилактическая реакция изолированного отрезка кишки сенсибилизированного животного выражает собой ряд последовательно протекающих процессов. Она начинается с присоединения специфического антигена к ее тканям. Через 15—40 секунд (Kendall и Verney, Ундрицов и др.) появляется относительно длительное увеличение тонуса и частоты автоматических сокращений главным образом продольной мускулатуры кишки (Ковязин). Вопрос о природе процессов взаимодействия антигена с тканями гладко-мышечных органов и о механизме анафилактической контрактуры изучен далеко не полно. По мнению Dale, реакция антигена с тканями сенсибилизированной матки приводит к изменению „дисперсности коллоидальных частиц" волокон ее гладких мышц, к освобождению гистамина и к анафилактической контрактуре.

Для тканей кишечника эта гипотеза высказывалась лишь на основании косвенных соображений о внешнем сходстве гистаминной и анафилактической контрактур (Kendall и Verney) и в последнее время не оказалась достаточной для объяснения ряда новых фактов. Так, в 1938 г. Nakamura и Takahashi показали, что воздействием тартрата никотина (1 : 1600) или адреналина (1 : 1000) на изолированную кишку сенсибилизированной морской свинки можно диссоциировать ответы кишки на анафилактоген и гистамин. Кишка становилась ареактивной к анафилактогену, но полностью сохраняла чувствительность к гистамину.

Schmidt в 1939 г. изучал выход гистамина в питательную жидкость из различных изолированных тканей (аорта, легкие, печень, отрезки желудочно-кишечного тракта) морской свинки, взятых на высоте сенсибилизации животного и переживших анафилактическую реакцию in vitro. Он нашел, что, в противоположность другим тканям (аорта, легкие), из желудка и подвздошной кишки во время анафилактической реакции не выделяется сколько-нибудь заметного количества гистамина. Он не обнаружил также связи между содержанием гистамина в тканях желудочно-кишечного тракта морской свинки и интенсивностью анафилактической реакции различных его участков. Эти данные позволяют предполагать, что освобождение гистамина, повидимому, не является существенным звеном в цепи процессов в тканях кишки морской свинки во время ее анафилактической контрактуры. Указаний на непосредственное участие холина или других биологически активных веществ в механизме анафилак

тической контрактуры кишки кролика в доступной нам литературе мы не нашли. Это может казаться странным, так как со времени работ Le Heux (a, b), а также Abderhalden и Paffrath (b), Magnus и др. известно, что изолированный отрезок кишки нормального кролика выделяет в окружающую его питательную жидкость значительное количество холина и его соединений. Feldberg и Kwiatkowsky показали, что среди этих соединений есть и ацетилхолин. Вероятное участие последнего в патогенезе общего анафилактического шока кролика допускается Мелик-Меграбовым на основании внешнего сходства его с реакцией на введение ацетилхолина. Далее, Вайнштейн наблюдал, что эзеринизация белых крыс, обычно рефрактерных к анафилаксии, позволяет получить у них типичный анафилактический шок. Went и Lissak обнаружили увеличение выхода холина в промывную жидкость изолированного сердца сенсибилизированной морской свинки после прибавления разрешающей дозы антигена. Отрицательные данные получил Rathnoff, не обнаружив увеличения содержания ацетилхолина в крови кролика во время анафилактического шока от яичного альбумина.

В настоящей работе приводятся материалы, показывающие значение изменений обмена соединений холина в механизме анафилактической реакции изолированной кишки кролика. Изучение обмена холиновых соединений выполнено с помощью химических и биологических методов исследования.

В первой серии опытов была поставлена задача определить содержание соединений холина в тканях кишки в течение сенсибилизации кролика и динамику освобождения этих соединений в окружающую среду в процессе анафилактической контрактуры.

Сенсибилизация кроликов производилась нормальной лошадиной сывороткой подкожно по 1 см³ от 3 до 9 раз с промежутками в 6 дней между введениями. Опыты ставились через 7—8 дней после последнего введения. Кролик убивался кровопусканием и сосуды его промывались раствором Тироде комнатной температуры до обесцвечивания промывного раствора.

Для определения содержания холиновых соединений отрезался тщательно отмытый от содержимого кусок тощей или подвздошной кишки весом около 10 г.

Для изучения выхода холиновых соединений другой отрезок кишки весом 9—12 г разрезался вдоль по месту прикрепления брыжейки, отмывался от содержимого и помещался в ванну с раствором Тироде, взятым в количестве (по весу) втрое большем, чем вес отрезка кишки. В ванне поддерживалась температура 37°С. По истечении 30 минут жидкость Тироде сливалась для анализа, а от кишки отрезался кусок, равный приблизительно половине всего отрезка. Кусок взвешивался и в нем определялось содержание холиновых соединений по методу Beattie. Оставшийся отрезок кишки споласкивался раствором Тироде, который прибавлялся к первой порции сливной жидкости. Далее, к отрезку добавлялся 1% раствор антигена в растворе Тироде в количестве, в 3 раза превышающем его вес. В качестве антигена употреблялся белок лошадиной сыворотки, выделенный из нее путем ацетоново-эфирного осаждения по методу Piettre. Анафилактическая реакция отрезка кишки регистрировалась путем наблюдения оживления движений его в ванне и отмечалась следующим образом:

Отсутствие изменений автоматических движений отрезка	—
Слабое учащение движений	+
Заметное учащение движений	++
Резкое тоническое сокращение с последующим учащением автоматических движений кишки	+++

По истечении 30 минут раствор Тироде и отрезок кишки брались для анализа. Содержание холина в исследованных отрезках кишки и в сливных жидкостях рассчитывалось на мг % веса свежей ткани кишки. Результаты этих опытов представлены в табл. 1 и на рис. 1 и 2. Количество вышедших холиновых соединений выражено в процентах к исходному содержанию его в кишке. За последнее несколько условно (см. ниже) была взята сумма холиновых соединений в сливной жидкости Тироде за первые 30 минут опыта и в тканях кишки перед прибавлением антигена.

Из табл. 1 и рис. 1 видно, что содержание соединений холина в тканях кишечника кролика колеблется в довольно широких пределах. Оно в значительной степени зависит от упитанности животного. Автоматические движения изолированного отрезка кишки кролика

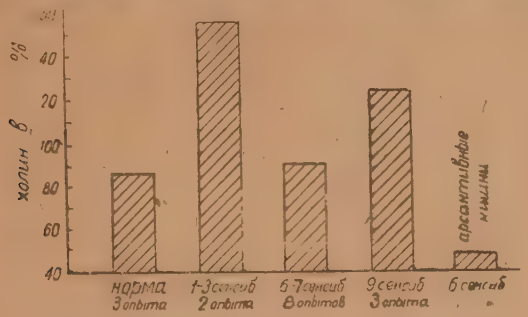

Рис. 1. Среднее содержание холина в кишке кролика в мг %, в норме и в различных стадиях сенсибилизации

бывают наиболее оживленными в случаях относительно большого содержания в них соединений холина. В начальных стадиях сенсибилизации, после 1—3 сенсибилизирующих введений сыворотки по

Таблица 1

№ опыта	Число сенсибилизирующих инъекций	Интенсивность анафилактической реакции	Содержание соединений холина (эфиры холина, лецитины и др.) в кишке, в мг % к весу свежей ткани: исходное	до прибавления антигена (первые 30 мин.)	после прибавления антигена (вторые 30 мин.)	в жидкости Тироде: до прибавления антигена (первые 30 мин.) в мг % к весу кишки	до прибавления антигена (первые 30 мин.) в % к исходному содержанию	после прибавления антигена (вторые 30 мин.) в мг % к весу кишки	после прибавления антигена (вторые 30 мин.) в % к исходному содержанию	Примечание
1	Норма		65	58	46	17	26	40	61	
2	Норма		78	45	45	33	42	33	42	
3	Норма		110	52	46	58	52	75	68	
4	1	—	192	57	57	95	62	79	51	
5	3	+	158	76	73	82	51	85	53	
6	6	+++	120	92	12	28	23	67	54	
7	6	±	77	48	40	29	37	16	20	Реакции не было
8	6	+++	130	23	23	12	9	69	53	
9	6	+	78	46	44	32	41	54	30	Реакция слабая
10	6	+++	84	47	45	37	44	67	78	
11	6	—	46	11	18	35	75	17	37	Реакции не было
12	6	—	88	76	49	12	13	12	13	Реакции не было
13	7	+++	94	52	54	42	58	47	90	
14	9	+++	128	63	34	65	50	94	73	
15	9	+++	102	37	34	65	36	74	72	
16	9	++	139	74	34	65	49	50	36	

методу Arthus, отмечалось значительное увеличение содержания соединений холина в кишке кролика. По мере нарастания состояния сенсибилизации, после шестой сенсибилизирующей инъекции по Arthus, содержание соединений холина в тканях кишки оказывалось

Таблица 2

Орган \ число сенсибилизирующих введений антигена	Норма	1—3	6—7	9
Кишка	11,0 9,8 20,6	19,1 23,4 —	26,6 25,7 37,1	20,4 18,5 10,7
Мозг	7,5 11,4 13,4 9,6	— 13,9 11,5 —	— 4,5 3,9 —	18,7 6,5 2 —
Печень	— 7,2 6,6 6,7	5,4 13,1 — —	— — — —	11,9 7,8 7,1 6,0

уменьшенным. В это время процесс анафилактизации для тканей кишки обычно достигал своего максимума и анафилактическая контрактура изолированной кишки бывает наибольшей.

При изучении этой стадии сенсибилизации обратило на себя внимание еще одно обстоятельство. Как известно, в этой стадии окончательно определяется индивидуальная реактивная способность организма кроликов отвечать на анафилактоген. Обычно (Arthus и др.) около одной трети взятых в опыт кроликов, несмотря на сенсибилизирующие инъекции чужеродного белка, не развивают состояния повышенной чувствительности. Изолированная кишка этих животных не реагирует на антиген. Во всех этих случаях содержание холиновых соединений в тканях кишки оказалось значительно уменьшенным. Дехолинизированные кишки кролика не сенсибилизировались. Ниже будет показано, что подобный результат можно получить и с искусственной дехолинизацией тканей кишки.

После девятой сенсибилизирующей инъекции содержание холиновых соединений в кишке вновь возрастает. Состояние реактивности кишки на антиген еще сохраняется, но в некоторых случаях оказывается уменьшением. Приведенные данные показывают, что максимуму реактивных свойств кишки соответствует некоторое оптимальное количество холиновых соединений, отвечающее, возможно, определенному темпу течения процессов их образования и разрушения. Дехолинизация или избыточное накопление этих соединений в тканях совпадает с ослаблением их реактивности. В табл. 1 и на рис. 2 даны результаты изучения выхода холиновых соединений в жидкость Тироде за первые 30 минут опыта (до прибавления антигена) и за вторые 30 минут (после прибавления антигена).

Как видно из таблиц и рисунков, в начальных стадиях процесса анафилактизации количество холиновых соединений, выходящих из тканей кишки до и после прибавления антигена в жидкость Тироде, существенно не отличается от нормы. В дальнейшем, с нарастанием процесса анафилактизации после шестой сенсибилизирующей инъек-

ции выход этих соединений как до прибавления антигена (из сенсибилизированной кишки), так и после прибавления антигена и анафилактической реакции значительно увеличивается и превосходит таковой для нормальных тканей кишки.

У ареактивных кроликов с низким содержанием холина это различие в объеме выхода холина до и после прибавления антигена или отсутствует или воздействие последнего сопровождается даже уменьшением его освобождения.

После девятой сенсибилизирующей инъекции объем выхода соединений холина во время анафилактической реакции кишки несколько уменьшается, что совпадает с ослаблением реактивных свойств кишки (рис. 2). При сравнении содержания холиновых соеди-

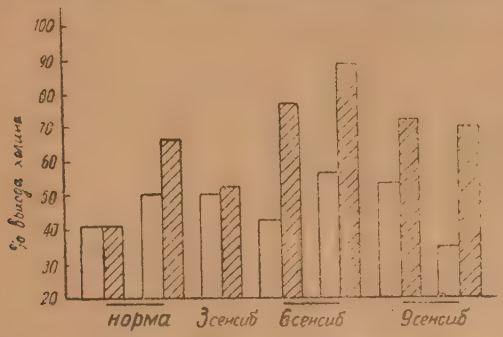

Рис. 2. Выход холина из отрезка изолированной кишки кролика до и после прибавления антигена. Столбики показывают выход холина в течение 30 минут в % к исходному содержанию его в кишке; белые столбики—до прибавления антигена; черные столбики—после прибавления антигена

нений в кишке до и после воздействия антигена легко видеть (табл. 1) что, несмотря на выход значительного количества холина, содержание его в кишке не всегда уменьшается пропорционально вышедшему количеству (см. оп. 3, 8, 10, 15). В ряде опытов вообще не наблюдалось уменьшения содержания холина в кишке, несмотря на значительное освобождение его в окружающую среду (оп. 2, 4, 8, 13 в табл. 1). Это указывает на энергичное новообразование холиновых соединений в тканях переживающей кишки. Процесс новообразования холина совершается при этом особенно интенсивно в случаях энергичного выхода его во время резкой анафилактической реакции.

Во второй серии опытов изучались некоторые свойства веществ, выходящих из тканей кишки во время ее анафилактической реакции. С этой целью жидкость, в которой содержалась изолированная кишка во время ее анафилактической реакции („шоковая" жидкость), испытывалась на содержание в ней веществ типа ацетилхолина.

Для опытов были использованы четыре кролика, сенсибилизированные лошадиной сывороткой по способу Arthus. Мы вызывали анафилактическую реакцию изолированных отрезков кишки этих животных в растворе Тироде с эзерином и без эзерина и затем действовали жидкостью, в которой протекала анафилактическая реакция, на изолированные кишки нормальных кроликов.

Изолированная тонкая кишка нормального кролика на воздействие „шоковой" жидкости отвечала различно. При воздействии эзеринизированной „шоковой" жидкости (разведение $1:10^5$) тонкая кишка

кролика отвечала выраженным сокращением. Неэзеринизированная „шоковая" жидкость оказывала слабое действие на тонкую кишку нормального кролика (рис. 3 и 4).

Активные вещества „шоковой" жидкости, которые вызывали сильное сокращение кишки, легко разрушались от прибавления свежей крови. Эзеринизация сохраняла способность этой жидкости вызывать сокращение кишки кролика, несмотря на присутствие крови. Действие этого вещества на кишки снималось атропином.

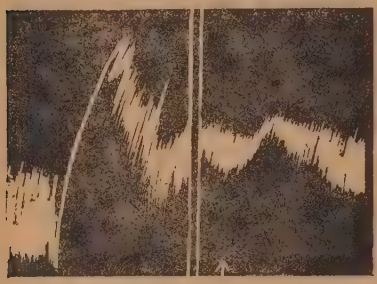

Рис. 3. *а*—Воздействие „шоковой" жидкости с эзерином на нормальную кишку кролика; *б*—то же без эзерина

Для изучения влияния эзерина на анафилактическую реакцию изолированной кишки мы произвели еще семь опытов на кроликах. Вначале мы установили, что минимальная доза эзерина, вызывающая сокращения кишки, равна 0,0002 г на 100 см³ раствора Тироде (1 : 500 000). В дальнейшем нами были проведены опыты по изучению влияния различных разведений эзерина на анафилактическую реакцию кишки. Эти опыты показали, что изолированные отрезки кишки сенсибилизированных животных, находившиеся в растворе Тироде с эзерином в концентрации 1 : 100 000, 1 : 500 000, 1 : 1000 000, на воздействие антигена реагировали значительно сильнее, чем неэзеринизированные. Но эзерин в разведении 1 : 100 000 и 1 : 500 000 сам вызывал сильное сокращение кишки. Поэтому мы в своих дальнейших опытах пользовались разведением 1 : 1000 000.

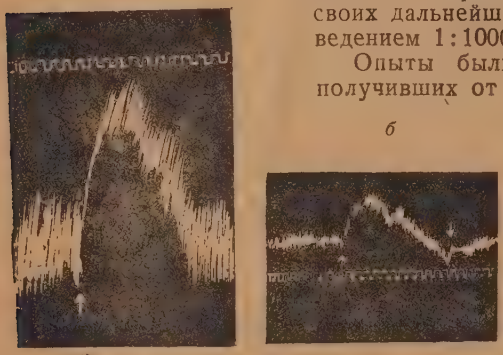

Рис. 4 Кишка нормального кролика. *а* – воздействие антигена на изолированную кишку сенсибилизированного кролика: *б*—то же на другой отрезок кишки после выдерживания в дестиллированной воде

Опыты были поставлены на кроликах, получивших от одной до шести сенсибилизирующих инъекций белка по методу Arthus. Кишки кроликов, изолированные после первых трех сенсибилизирующих инъекций, не обнаружили повышения реактивности в эзеринизированной среде. После четвертой сенсибилизирующей инъекции изолированные отрезки тонких кишок кролика на воздействие антигена в разведении 1:100 отвечали слабым и незначительным сокращением. Отрезки кишок, помещенные в раствор Тироде с эзерином в разведении 1 : 1 000 000, на воздействие той же концентрации антигена отвечали сильным сокращением. Это сокращение было подобно тому, которое получается при воздействии антигена на изолированную кишку кролика, сенсибилизированного 6—7 раз чужеродным белком по Arthus.

Два опыта были поставлены на кроликах, получивших по пяти сенсибилизирующих инъекций. Изолированные отрезки кишки этих кроликов на воздействие антигена в разведении 1 : 100 отвечали заметным повышением тонуса. В эзеринизированной среде реактивность всех отделов тонких кишок резко возрастала. Повышение реактивности кишки в эзеринизированной среде особенно выражено при воздействии малыми дозами антигена. Некоторые отрезки кишки в эзеринизированной среде проявляли высокую реактивность на антиген в разведении 1 : 10 000.

На кроликах, сенсибилизированных шестью введениями белка, было поставлено три опыта. Изолированные отрезки кишки этих кроликов оказались высоко реактивными к антигену, который в разведении 1 : 100 в эзеринизированной среде вызывал очень резкие сокращения. Разведение антигена 1 : 10 000 оказывало слабое действие. Это же разведение в эзеринизированной среде вызывало очень сильное сокращение кишки.

Проведенные опыты позволяют предполагать, что среди веществ, освобождающихся из кишки во время анафилактической реакции, присутствуют вещества типа ацетилхолина. Испытание шоковой жидкости специальными тестами на ацетилхолин (изолированная кишка белой мыши, изолированное сердце лягушки, эзеринизированная спинная мышца медицинской пиявки или прямая мышца живота лягушки) также поддерживает это предположение.

Рис. 5. Воздействие „шоковой" жидкости на: *А*—тонкую кишку белой мыши; *Б*—на спинную мышцу медицинской пиявки; *В*—на изолированное сердце лягушки; первая отметка—шоковая жидкость

Шоковая жидкость вызывала резкое сокращение эзеринизированной спинной мышцы медицинской пиявки, прямой мышцы живота лягушки и изолированной тонкой кишки белой мыши. Она также вызывала остановку сердца лягушки в диастоле. Эффект прекращался после добавления в питательную жидкость атропина в разведении 1 : 1000 (рис. 5).

В ходе этих исследований нами было замечено, однако, что изучаемое вещество с биологическим действием, подобным ацетилхолину, не обладает некоторыми химическими свойствами его. Мы наблюдали, что это вещество растворимо не только в этиловом спирте, но и в серном эфире, что не свойственно чистому ацетилхолину.

Можно предполагать, что в составе веществ, выходящих из кишки во время ее анафилактической реакции наряду с ацетилхолином присутствуют также другие вещества с действием, аналогичным ацетилхолиновому (глицерофосфат холина, фосфохолин), растворимые в эфире или способствующие растворению в нем ацетилхолина.

С целью дальнейшего выявления роли веществ, выходящих из кишки во время ее анафилактической реакции, в определении механизма контрактуры были поставлены опыты с искусственной дехолинизацией кишки по методу Le Heux. Последний помещал отрезок изолированной кишки кролика в дистиллированную воду сроком на 1 час. За это время кишка значительно дехолинизировалась и теряла реактивные свойства. В наших опытах кролики были сенсибилизированы шестью инъекциями лошадиной сыворотки по методу Arthus. Изолированные отрезки кишки сенсибилизированных животных длиной 10—15 см промывались от содержимого раствором Тироде и помещались на 1 час в сосудик с дистиллированной водой при температуре 38°, после чего сокращения их становились чрезвычайно вялыми. Едва заметная амплитуда этих сокращений после замены дистиллированной воды раствором Тироде постепенно увеличивалась, но не до первоначальной величины. Изолированные отрезки кишок после вышеуказанной обработки отвечали на воздействие антигена в 6—7 раз слабее, чем необработанные.

Приведенные опыты показывают, что соединения холина играют существенную роль в механизме анафилактической контрактуры изолированной кишки кролика и что среди этих соединений наибольшее значение принадлежит ацетилхолину.

В следующей серии опытов была поставлена задача определить, в результате каких изменений обмена ацетилхолина обнаруживается увеличение его выхода в окружающую среду в процессе анафилактической реакции изолированной кишки. Мы подвергли экспериментальному анализу два предположения: 1) в результате взаимодействия антигена с сенсибилизированными тканями кишки замедляется распад ацетилхолина холинэстеразой тканей кишечной стенки и 2) процесс взаимодействия антигена с кишкой приводит к ускорению образова-

Таблица 3

№ п/п	Состояние животного	Q_{ax} сока сенсибилизированной кишки	Q_{1ax} сока сенсибилизированной кишки + лошадиный глобулин	Q_{2ax} 7% раствора лошадиного глобулина	$100-\frac{Q_1 \cdot 100}{Q}$	Примечание
1	Норма	13,7	8,4	—	39	Кишка исследовалась без слизистой оболочки
2	Норма	15,6	10,0	1,12	36	
3	Норма	19,0	14,0	7,4	27	До опыта кишка выдерживалась 30 минут в 7% растворе белков лошадиной сыворотки
4	Норма	20,0	17,8	12,1	11	
5	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	22,2	18,8	10,7	16	
6	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	23,0	16,7	1,1	28	
7	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	24,6	16,8	—	32	
8	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	25,7	17,1	0,85	34	
9	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	26,6	22,0	17,9	18	Кишка исследовалась без слизистой оболочки
10	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	27,1	27,1	—	16	Тоже
11	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	18,8	9,3	14,3	51	Сенсибилизации не произошло
12	Шесть введений по 1 см³ лошадиной сыворотки подкожно, с промежутками в 5—6 дней между введениями	18,3	13,9	10,9	25	До опыта кишка выдерживалась 30 минут в 7% растворе белков лошадиной сыворотки

ния ацетилхолина с последующим выходом его в окружающую среду. Первое предположение может казаться менее вероятным уже потому, что при исследовании общего содержания холиновых соединений в тканях кишки во время ее анафилактической реакции были получены данные, указывающие на увеличение их образования во время этого процесса (см. выше). Тем не менее нами были проделаны опыты с непосредственным определением активности холинэстеразы тканей сенсибилизированной кишки до и после воздействия на нее антигена.

Содержание холинэстеразы определялось манометрическим методом в аппарате Варбурга. Исследуемая ткань растиралась в 2—3-кратном количестве физиологического раствора. Взвесь ткани в количестве 0,2 см³ наливалась в боковой отвод сосуда типа Nicolai. В основную часть сосуда наливался раствор Рингера—Аммона, содержащий ацетилхолин в разведении 1 : 2000 с прибавлением двууглекислой соды (0,28%) в количестве 2 или 3 см³, в зависимости от величины сосуда; после установления равновесия в водяной бане при 37° содержание бокового отвода переливалось в основную часть сосуда и гидролиз ацетилхолина определялся по количеству выделившегося CO_2 за 1 час. Коэффициент активности холинэстеразы выражает собой количество ацетилхолина в гаммах (Q_{ax}), расщепленное 100 гаммами сухого вещества исследуемого органа за 1 час. Сенсибилизация кроликов к чужеродному белку производилась подкожно по 1 см³ в количестве от 1 до 9 инъекций и с промежутками в 5—6 дней между введениями.

Как видно из этой таблицы, содержание (активность) холинэстеразы в исследованных тканях кролика во время сенсибилизации к чужеродному белку заметно возрастает. Увеличение активности холинэстеразы наблюдается уже после первой сенсибилизирующей инъекции белка и достигает максимума после трех — шести сенсибилизирующих введений. После девяти сенсибилизирующих инъекций активность эстеразы несколько падает, что выражает, по нашему мнению, развитие состояния иммунитета. Изменение активности холинэстеразы в исследованных нами органах развивается различно. В наибольшей степени эти изменения наблюдаются в кишке, в наименьшей степени — в печени. Содержание холинэстеразы в кишке кролика после анафилактической реакции определяется в пределах нормы.

Далее нами испытывалось действие белков лошадиной сыворотки на активность холинэстеразы нормальной и сенсибилизированной кишки кролика. Кролики сенсибилизировались 6 раз подкожно лошадиной сывороткой в количестве 1 см³ с промежутком в 6 дней между введениями. Так как лошадиная сыворотка сама содержит холинэстеразу и последняя связана главным образом с альбуминовой фракцией ее белков, мы применяли для опытов раствор глобулина (2,5%) лошадиной сыворотки в Рингере. Нам не удалось, однако, полностью освободиться от холинэстеразы сыворотки и в глобулиновой фракции. Активность ее (Q_{2ax}) колебалась в различных опытах от 0,8 до 14, т. е. в довольно широких пределах (табл. 3).

Различная активность холинэстеразы употребляемого раствора глобулина существенно не отразилась на однородности полученных результатов.

Опыты ставились следующим образом: 1 г взвеси исследованной ткани кишки смешивался с 1 см³ 2,5% раствора глобулина. Смесь ставилась в термостат на 30 минут. По взятии из термостата 0,4 см³ смеси переносились в боковой отвод сосуда типа Nicolai и далее гидролиз ацетилхолина исследовался в аппарате Варбурга. Параллельно в других сосудах измерялся гидролиз ацетилхолина от 0,2 см³ сока кишки и от 0,2 см³ раствора глобулина. Результаты этих опытов приводятся в табл. 3. Как видно из таблицы, прибавление белка (глобулина) к ткани нормальной кишки снижает активность холинэстеразы смеси на 27—39%. В тканях сенсибилизированной кишки эта инактивация оказывается несколько меньшей (16—34%).

Эти данные позволяют предположить, что сущность изменений холинового обмена при анафилактической реакции изолированной кишки кролика заключается не в замедлении разрушения, а в увеличении образования ацетилхолина, вследствие альтерации белково-липоидного комплекса протоплазмы нервных и мышечных элементов кишки. Повидимому, увеличение образования ацетилхолина наступает уже во время сенсибилизации животного. Однако в этот период процесс увеличенного образования ацетилхолина компенсируется соответствующим увеличением активности холинэстеразы. Ацетилхолин разрушается и не действует на ткани кишки. После соприкосновения сенбилизированной кишки с разрешающей порцией анафилактогена процесс образования ацетилхолина возрастает еще больше, а активность холинэстеразы существенно не меняется. Избыток ацетилхолина воздействует на ткань изолированной кишки и в последней развивается анафилактическая контрактура.

В последней серии опытов мы попытались показать процесс увеличенного образования ацетилхолина в тканях кишки во время ее анафилактической реакции, пользуясь методом Corteggiani для изучения связанного ацетилхолина в тканях или так называемого „complexe précurseur d'acétylcholine". Corteggiani показал, что содержание ацетилхолиноподобных веществ в экстрактах мелко раздробленных тканей кролика и других животных значительно (более чем в 2 раза) возрастает после нагревания экстракта до 70°С в течение 3 минут. Увеличение содержания этих веществ в вышеуказанных условиях происходит, по его мнению, потому что ацетилхолин переходит из связанного состояния в свободное при тепловой денатурации протоплазмы тканей от нагревания до 70°. Очевидно, что разность в содержании ацетилхолина в нагретом и ненагретом до 70° экстрактах выражает собой количество связанного ацетилхолина в тканях, находящегося там в неактивной форме, в форме „предшественника" ацетилхолина („précurseur"). Мы попытались определить содержание свободного и связанного ацетилхолина до и после воздействия антигена на ткани кишки in vitro. Кролики сенсибилизировались 6 раз, как было указано выше. Через 8 дней после последней инъекции животные убивались кровопусканием и сосуды промывались раствором Тироде. Отрезок кишки весом в 5—6 г изолировался и разделялся на две равные части. Далее, обе части отдельно друг от друга помещались в ванночки с раствором Тироде с эзерином в концентрации $1:10^5$ на 30 минут при 37°. Раствор брался в количестве втрое большем (по весу) относительно веса взятого отрезка. В одну из ванночек добавлялся антиген (белок лошадиной сыворотки) из расчета 1% концентрации. Другая ванночка оставлялась для контроля. По прошествии 30 минут отрезки кишки вынимались и растирались с равным объемом жидкости Тироде с эзерином в концентрации $1:10^4$ до консистенции нежной кашицы. Затем каждая порция разделялась пополам и разливалась по центрифужным пробиркам. Далее, из каждой пары пробирок одна (опытная) подвергалась нагреванию до 70° в течение 3 минут на предмет „выделения" связанного ацетилхолина. Другая пробирка являлась контрольной. После этого все четыре пробирки центрифугировались и сливная жидкость в количестве 1—2 $см^3$ испытывалась на содержание ацетилхолина на эзеринизированной ($1:10^5$) прямой мышце живота лягушки. О содержании ацетилхолина судили по выраженной в мм высоте сокращения мышцы. Предварительно определялась высота сокращения мышцы в ответ на 1 гамму ацетилхолина. Мышца помещалась в ванне объемом в 20 $см^3$ при 30°С.

На рис. 6 представлена запись одного из таких опытов. В табл. 4 даны результаты этих опытов. Как следует из рисунка и таблицы, количество связанного ацетилхолина в кишке, не переживавшей анафилактической реакции, заметно больше такового в кишке, проделавшей анафилактическую контрактуру. Эти опыты позволяют полагать, что антиген, воздействуя на ткани кишки сенсибилизированного кролика, вызывает процессы освобождения новых порций ацетилхолина из связанного состояния.

Активность холинэстеразы тканей кишки при этом меняется не в большей степени, чем в случаях воздействия антигена на ткани нормальной кишки. Поэтому концентрация образующегося ацетилхолина достигает такой величины, которая является достаточной для провокации анафилактической контрактуры. В заключение считаем необходимым заметить, что приведенные данные не позволяют отрицать участие гистамина в механизме анафилактической контрактуры изолированной кишки кролика. По данным Ambache и Barsoum, воздействие ацетилхолина может вторично вызвать выделение гистамина в тканях изолированной кишки кролика.

Вопрос этот составляет предмет дальнейшего изучения.

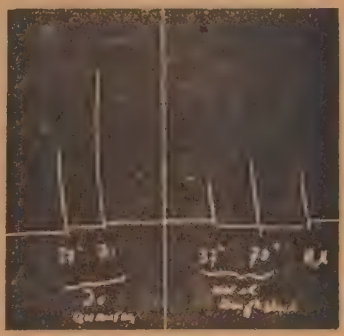

Рис. 6. Сокращение прямой мышцы живота лягушки под влиянием воды для 1 см³ сливной жидкости с экстрактов тканей сенсибилизированной кишки кролика до и после воздействия антигена. Ткань подвергалась нагреванию до 70° в течение 3 минут

Таблица 4

№ опыта	Высота сокращений прямой мышцы живота лягушки в мм под влиянием воздействия ацетилхолиноподобных веществ в экстрактах сенсибилизированной кишки кролика				
	до прибавления антигена		после прибавления антигена		1 гамма ацетилхолина
	свободный ацетилхолин	свободный + связанный ацетилхолин	свободный ацетилхолин	свободный + связанный ацетилхолин	
1	16	25	12	21	33
2	19	28	3	7	17
2*	3	5	2	2	—
3	21	29	4	5	12
3*	8	12	4	6	—
4	20	40	11	19	14

Выводы

1. Анафилактическая реакция изолированного отрезка тонкой или подвздошной кишки кролика сопровождается выходом значительного количества соединений холина, среди которых обнаруживаются вещества с ацетилхолиноподобным действием.

2. Освобождение ацетилхолиноподобных веществ обнаруживается также при исследовании анафилактической реакции изолированной

* Обозначены опыты с тканями кишки, у которой предварительно была содрана слизистая оболочка.

мышечно-серозной полоски кишки кролика, у которой содраны слизистый и подслизистый слои.

3. Отрезки кишки, содержащие мало холина или искусственно дехолинизированные до прибавления антигена, ареактивны.

4. Период сенсибилизации кроликов сопровождается увеличением активности холинэстеразы тканей кишки, а также мозга и печени.

5. Прибавление антигена к кашице из ткани нормальной или сенсибилизированной кишки in vitro уменьшают на 20—30% активность холинэстеразы. При этом различия между нормальной и сенсибилизированной тканями не наблюдалось.

6. Выявление „связанного" ацетилхолина из тканей кишки сенсибилизированного кролика до и после прибавления антигена in vitro обнаружило значительное уменьшение связанного ацетилхолина в ткани кишки после ее анафилактической реакции.

7. Весьма вероятно, что освобождение ацетилхолиноподобного вещества является обязательным звеном в цепи изменений обмена веществ в тканях сенсибилизированной кишки после ее реакции с анафилактогеном.

Лаборатория патологической физиологии
Казанского государственного
медицинского института

Поступило
25.XII.1942

ЛИТЕРАТУРА

Вайнштейн. Бюлл. экспер. биол. и мед., **13**, в. 3—4, 22, 1942.
Ковязин. Рукопись.
Мелик-Меграбев. Сб. докладов VI Всес. съезда физиологов, 1937.
Ундрицов. Бюлл. эксп. биол. и мед., **10**, в. 6, 1940.
Abderhalden u. Paffrath. Pflug. Arch., (a) **207**, 228; (b) **241**, 1, 1925.
Ambache a. Barsaum. Journ. Physiol., **96**, 139, 1939.
Corteggiani, Carayon-Gentil, Gautrele et Kaswin. Journ. de physiol. et de patholog. gen., **37**, 5, 1939.
Dale. Journ. of Pharmacol. a. exper. Therap., **4**, 167, 1913.
Dale a. Laidlaw. Journ. Physiol., **52**. 5, 1919.
Feldberg, Kwitkowsky. Pflug. Arch., **234**, 333, 1934.
Kendall a. Verney. Journ. infect. diseases, 41, 1927.
Nakamura a. Takahashi. Japan. Journ. exper. Medic., 16, 161, 1938.
Le Heux. Pflug. Arch., (a) **147**, **171**, 1919; (b) **179**, **177**, 1920.
Magnus. Pflug. Arch., **102**, **123**, 1904.
Piettre. Biochimie des protèines, Paris, 1937.
Rathnoff. Proc. Soc. of Exper. Biol. a. Medic., **40**, 471, 1939.
Schild. Journ. Physiol., **95**, No 3, 321, 1939
Went u. Lissak. Arch. exper. Pathol. Pharmakol., **180**, 1936.

A. D. ADO, I. A. MASSINO and M. I. UNDRITZOV. ON THE PROBLEM OF PARTICIPATION OF CHOLINE COMPOUNDS IN THE MECHANISM OF THE ANAPHYLACTIC REACTIONS OF ISOLATED RABBIT INTESTINE

The nature of the processes of interaction between the antigene and the tissues of smooth muscular organs of a sensibilized animal and the mechanism of anaphylactic contracture is far from being thoroughly investigated. The hypothesis as to the leading part of histamine in the

development of the anaphylactic contracture of smooth muscular organs has not been supported by recent evidence (Nakamura and Takahashi, 1938; Schild, 1939). The present investigation contains data which make it possible to consider the anaphylactic contracture of rabbit intestine as a cholinergetic one. The authors have shown that the anaphylactic reaction of an isolated section of small intestine or ileum of a rabbit, or a strip of its muscular and serous tissue is accompanied by an output, of a considerable quantity of choline compounds; among these substances are found whose action is similar to that of acetylcholine. Intestine sections poor in choline, or else artificially decholinized after the method of Le Heux, were found to give no reaction. No variation in the activity of the cholinesterase of a tissue gruel prepared of a sensibilized rabbit intestine tested previously to and upon the addition of antigene in vitro as compared to a normal intestine could be observed. The investigation of the „bound" acetylcholine from a tissue gruel prepared with a sensibilized rabbit intestine after the method of Corteggiani, carried out before and after the addition of antigene to an isolated intestine in vitro, showed a considerable decrease in the amount of bound acetylcholine after the intestine went through the anaphylactic contracture.

It seems highly probable that the liberation of acetylcholinelike substances is an inavoidable link in the chain of metabolic changes, as a result of which an isolated intestine of a sensibilized rabbit passes into the state of anaphylactic contracture.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 2, 1944 Classe des sciences biologiques

Д. А. ЛАСТОЧКИН

КОРМОВЫЕ РЕСУРСЫ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

(*Представлено академиком Л. А. Орбели*)

Кормовые показатели населения речного дна почти неизвестны. В особенности это относится к целым участкам реки (отдельным меандрам, целым плесам и т. д.). Имеющиеся же данные для отдельных грунтов не позволяют представить размеры биомассы даже для небольших отрезков реки. Причины этого лежат главным образом в совершенно неудовлетворительном знании распределения биоценозов как вдоль реки, так и на каждом ее поперечном сечении [1]. Другие причины коренятся в недооценке гидрологических и геоморфологических особенностей реки, в несовершенной методике исследования, в недоучете количественного значения и роли в жизни реки так называемого микробентоса и т. д.

В данной работе обобщаются результаты исследований населения волжского дна в районах ныне уже законченных водохранилищ между Калинином и Рыбинском [2]. Автору представляется довольно вероятным, что его выводы приложимы также к верхним течениям больших равнинных притоков Волги, к Верхнему Днепру и т. п. Методика исследования изложена автором в его предыдущих работах.

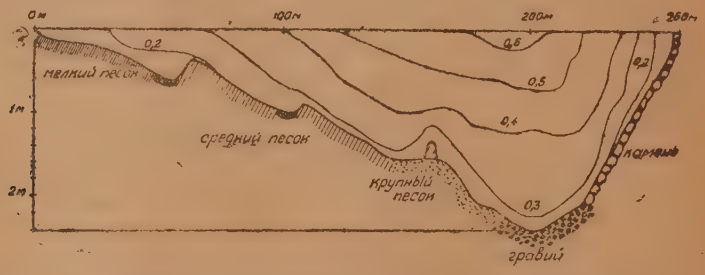

Рис. 1 Поперечное сечение через плесовый участок Верхней Волги

Без знания бентических биоценозов и границ их распространения, без оценки их количественных показателей, без понимания связи размещения биоценозов с геоморфологическими и гидрологическими факторами невозможно планомерное исследование кормовых ресурсов.

---

[1] Только в работе Неизвестновой-Жадиной дана такая картина для прелустьевого участка Оки.

[2] Исследования проводились Зоологическим институтом и Институтом эволюционной морфологии Академии Наук СССР.

Гидрологические факторы, как показано на рис. 1, размещены на поперечном сечении реки асимметрично [1]. Расположение грунтов, показанное на рис. 1, присуще подавляющему большинству плесов, мэандров, начиная с района, где Волга вырывается из Старицкой гряды, и до Ярославля. Наибольшее заиление присуще каменистому грунту (Ласточкин) и затем мелкому песку, особенно некоторым его участкам, показанным на рисунке черными полосами.

Отложение песка у лугового выпуклого берега (так называемый побочень) вызвано размывом вышележащего переката и противоположного горного вогнутого берега и выпадением этих наносов, приносимых сюда внутренними косыми донными течениями. Наличие в реке течений, направление которых не управляется берегами, стоит сейчас вне сомнения и говорит о поперечной циркуляции (Потапов), о внутренних косых винтообразных течениях [Лосиевский (a, b, c)]. Струи воды, приблизившиеся к вогнутому берегу плеса (рис. 2), отжимаются ко дну и меняют свое направление на вертикально-косое, размывая дно и направляясь винтообразно к выпуклому берегу с тем, чтобы там подняться на поверхность и, потеряв при этом заметную долю своей живой силы, отдать свои наносы; поднявшись на поверхность, они вновь направляются по новому витку спирали к вогнутому берегу. Легко себе представить, что на первом же перекате характер этого течения должен измениться в силу иной структуры дна и берегов. По мнению Маккавеева, максимального развития поперечная циркуляция достигает в точке, находящейся примерно на половине расстояния между вершиной мэандра и перегибом, там, где, по Fargue, находится и наибольшая глубина плеса. По мнению Кустова, интенсивность поперечных течений зависит и от накладывания на таковую кориолисовых и инерционных сил, то более или менее совпадающих по своему направлению с силой, вызывающей поперечные течения, то противоположных. Воздействие течений на дно достигает наибольшей интенсивности в период весенних паводков когда можно говорить о переформировании русла под воздействием течения, в частности, о сдвигах во взаимном расположении различных грунтов (о расширении площадей крупнозернистых грунтов за счет мелкозернистых), о вымывании мелкопесчаных и илистых наносов из грунтов и т. д. В какой мере за это ответственны косые течения и в какой мере придонное, турбулентное „прямолинейное" течение, предстоит решить дальнейшему исследованию.

Два типа переформирований в крупном масштабе продолжаются и в меженный период: во-первых, влечение наносов сплошным слоем или отдельными жилами песка, и, во-вторых, прерывисто-влекомое движение посредством песчаных валов. Первое происходит в зоне крупного песка и гравия, второе — в районе побочня. По спаде вод побочень выступает из воды, как правило, только у выпуклого берега и лишь в „корневой" части (сухой побочень) (рис. 2). На нем в углублениях остаются водоемчики — побочневые лужи, — постепенно усыхающие. Подводная часть побочня подвергается важным морфологическим изменениям, поскольку гладкая фаза волочения наносов переходит в дюнную фазу, характеризующуюся появлением на дне песчаных валов, так называемых заструг, кулисообразно расположенных друг за другом (поля заструг) и в свою очередь покрытых песчаными валиками, так называемой метаряби (Белостоцкий). Каждая заструга состоит из морфологической пары: вала, пологого в своей

[1] Асимметрично размещены изотахи, направление боковой эрозии глубины, грунты, зоны влекомых наносов.

верхней части (напорный скат заструги) и обрывистого в нижней части (тыловой скат) и подзастружной ямы (рис. 3). В яме создаются условия для появления круговых противотечений, вызывающих

Рис. 2. Меандр Верхней Волги в плане. В одной из заструг показано клетчатой штриховкой расположение Dorylaimetum. Перекаты — мелкие и глубокие — показаны пунктиром, обозначающим направление гребня, наискось пересекающего дно реки

здесь отложение ила с мелким песком (рис. 1, зачерненные участки). Песчинки, вкатываемые в виде валиков метаряби на гребень напорного ската, удерживаются этими противотечениями до тех пор, пока вес призмы обрушения не превысит поддерживающую силу.

Рис. 3. Заструги в поперечном сечении с указанием направлений течения и противотечений. Метарябь не обозначена. По Полякову

При обильном поступлении наносов и достаточной скорости течения, естественно большей в стрежневой части заструги, начинается интенсивное переваливание наносов в яму и передвижение всей заструги, в силу чего заструга перекашивается под острым углом к направлению течения. Сухая часть заструги выдвигается в реку в виде косы и берег изрезан целым рядом кос и заливчиков — закосий, являющихся остатками подзастружных ям. В зоне крупного песка часто встречаются гряды валунов (рис. 1). На них в более мелких местах укрепляются макрофиты и происходит заиление песка; отдельные макрофиты встречаются в подзастружных ямах и в закосьях.

Вот эта сложная и резко выраженная асимметричность экологических условий на поперечном сечении не может не обусловить резко выраженной асимметричности в распределении донных биоценозов, в отличие от симметричного размещения озерных биоценозов, где по краям поперечного сечения располагаются побережные биоценозы, затем сублиторальные, элиторальные и в центре несколько профундальных биоценозов.

Район полей заструг занят сложным биоценозом, названным мною в прежних работах Fluviatiletum compositum [1]. Этим названием уместно

[1] Систематическая обработка некоторых элементов биоценозов производилась Н. В. Кордэ (Cladocera, Turbellaria), О. С. Зверевой (личинки Chironomidae), М. А. Охотиной (Nematodes). Я очень признателен указанным лицам за товарищескую помощь.

охватить три близких по составу биоценоза, из которых один (Potamodriletum polypedilum) располагается в той части напорного ската, где он подвергается воздействию течения, т. е. отступя 20—30 м от берега и до затухания заструги в крупном песке. Второй биоценоз (Dorylaimetum propappi) располагается в подзастружных ямах и прилегающих к ним участках напорных скатов, а также вблизи берега и по всей длине напорного ската. Третий биоценоз занимает зону крупного песка (Propappetum egestosum).

Резкое различие между первыми двумя биоценозами (табл. 1) провести довольно трудно в силу лабильности условий; все же несомненно, что виды Dorylaimus и мелкие формы Propappus volki предпочитают несколько заиленный биотоп, а Potamodrilus определенно его избегает. На рис. 2 нанесено клетчатой штриховкой (для ясности в пределах только одной заструги) распространение Dorylaimetum. Из рисунка следует, что по мере удаления от берега район Potamodriletum расширяется. Количественные показатели обоих биоценозов очень высоки. Числовое обилие Potamodrilus достигает 490 тысяч экземпляров на 1 м², Dorylaimus—150 тысяч, Propappus — 140 тысяч, Polypedilum — 40 тысяч, Rhynchoscolex — 20 тысяч. Общее обилие в Potamodriletum достигает в летнем аспекте 340 тысяч, а зимой — 540 тысяч, в Dorylaimetum летом — 460 тысяч. В обоих биоценозах микробентос играет очень крупную роль, на подлинный макробентос приходится только 4—7%. Казалось бы, биомасса этих биоценозов должна быть мала, так как вес одной нематоды из Dorylaimetum равен 1,75—2,0 микрограммам, из Potamodriletum — 3—5 микрограммам; вес Potamodrilus stephensoni равен 0,7—1,0 микрограмму; вес Propappus volki — 15—20 микрограммам и т. д. Но микробентос представлен весьма тяжеловесным Limnodrilus newaensis и Chironominae genuinae № 1, поэтому средний вес (с исключением из него Unionidae), рассчитанный на основе 40 проб дночерпателем Кирпиченко, дает летом колебания от 28 до 34 г/м², а зимой от 15 до 24 г/м², доходя в отдельных случаях до 37 г/м², причем особенно высока биомасса в Dorylaimetum. Благодаря тому, что эти биоценозы занимают чуть ли не половину русла, удельный вес их в биомассе всего плеса очень велик. Микробентос по весу обычно составляет от 6 до 10% биомассы в Dorylaimetum и около 15% в Potamodriletum. Подавляющее большинство компонентов обитает в лакунах между частицами песка и ила в самом верхнем слое грунта; только L. newaensis и Chironominae genuinae № 1 могут прятаться глубоко в грунт и при этом с величайшей быстротой.

В питании рыб оба биоценоза, несомненно, играют крупную роль. Молодь бентосоядных рыб целиком обеспечивает свое питание микробентосом. По неопубликованным данным М. Н. Кривобока, у молоди этих рыб желудки набиты десятками Dorylaimus и Propappus volki, у взрослых рыб встречаются остатки L. newaensis и различных хирономид.

Dorylaimetum закосных заливчиков продолжается и в побочневые лужи, постепенно обедняясь качественно в силу полного исчезновения элементов, типичных для Potamodriletum. Количественные показатели биоценоза остаются высокими из-за постепенного усыхания водоема и стягивания его обитателей на все более и более сужающуюся площадь. Изобилие нематод Propappus volki и в известной степени Atanytarsus бросается в глаза; непропорционально много оказывается L. newaensis и Stictochironomus pictulus, возрастает количество Tendipes.

Но и полное исчезновение зеркала воды и превращение лужи в пятно мокрого песка не губит водную жизнь полностью: нематоды и

Таблица 1

Potamodriletum Polypedilum	Dorylaimetum Propappi	Dorylaimetum
В. Волга	В. Волга	Ока
Dorylaimus filiformis	*Dorylaimus filiformis*	В.
„ stagnalis	„ *stagnalis*	В. Н.
„ intermedius	„ *intermedius*	—
Trilobus gracilis	*Trilobus gracilis*	—
Ironus ignavus	*Ironus ignavus*	—
Nygolaimus schadini	*Nygolaimus schadini*	С. Н.
Monhystera similis	*Monhystera similis*	Н.
Monhystera paludicola	„ *paludicola*	—
Potamodrilus stephensoni (!)	XX	?
Propappus volki (!)	*Propappus volki* (!!)	В. С. Н.
Limnodrilus newaensis	*Limnodrilus newaensis*	В. С. Н.
Amphichaeta leydigi	*Amphichaeta leydigi*	Н.
Chaetogaster krasnopolskiae	X	?
„ langi	Chaetogaster langi	Н.
Aeolosoma neizwestnowae	—	—
X	*Nais pardalis*	Н.
—	Nais Josinae	—
Pristina aequiseta	*Pristina aequiseta*	—
—	Psammoryctes barbatus	Н.
Rhynchoscolex simplex	*R. simplex*	?
Pisidium supinum	*Pisidium supinum*	Н.
—	*Sphaerium solidum*	Н.
X	Unio tumidus	Н.
—	Anodonta piscinalis	Н.
Monospilus dispar	*Chydorus sphaericus*	?
Limnicythere inopinata	*Limn. inopinata*	Н.
—	*Cypridopsis vidua*	В. Н.
Ordella sp?	*Ordella sp?*	Brachycercus sp?
Polypedilum breviantennatum	P. ex. gr. scalaenum	В. С. Н.
Chironomus ex gr. reductus	*Ch. reductus*	В. С. Н.
—	X	Chiron. ex. gr. thummi
Atanytarsus bausei	*Atanytarsus bausei*	В. С. Н.
Chironominae genuinae No. 1	*Ch. genuinae No. 1*	С.
Culicoides sp?	Culicoides sp?	В. С. Н.
—	Stictochironomus pictulus	В.
—	X	Procladius sp.
—	Cryptochironomus gr. vulneratus	Cryptoch. sp?
Ablabesmyia lentiginosa	X	Harnischia sp?

Примечание. 1. Виды, обильно представленные в биоценозе, изображены курсивом. 2. В. — Верхняя; С. — Средняя; Н. — Нижняя Ока 3. XX — немного, X — мало.

L. newaensis уходят в грунтовую воду, личинки хирономид быстро окукливаются и вылупляются из мокрого песка, рачки образуют покоящиеся стадии. Зона влажного песка как здесь, так и вдоль берега является местом миграции и вылупления хирономид (Chironominae genuinae № 1, Stictochironomus pictulus, Tendipes). Но, конечно, самым замечательным является факт длительного переживания периода полного высыхания луж таким типичным обитателем речного русла, как L. newaensis. Во влажном песке его можно найти как раз в зоне наибольшего понижения рельефа, даже тогда, когда влажный песок от ветрового навевания покрывается толстым слоем (30—35 см) сухого песка. В такой стадии переживания вместе с лимнодрилом встречаются речные нематоды и Cyclops gigas. Повидимому, все эти формы способны переживать длительный период высыхания между двумя последовательными паводками, используя слабые токи грунтовых вод, стекающих в реку под небольшим уклоном. Во всяком случае с этими лимнодрилами необходимо считаться при определении биомассы реки, так как первый же осенний паводок, покрывающий побочень, вводит их вновь в систему речного бентоса.

Установленные мною два биоценоза, повидимому, широко распространены в реках СССР. Potamodriletum обнаружен мною почти в той же форме в Москва-реке у Звенигорода, обильно населяющий мелкие пески (Potamodrilus stephensoni до 200 тысяч на 1 м²). Dorylaimetum здесь развит очень фрагментарно, так как заструги в верхнем течении представлены только на крутых поворотах. В Оке по работам Неизвестновой и Жадина Dorylaimetum представлен очень отчетливо, правда, с некоторыми отличиями в составе личинок хирономид. Показатели обилия, по данным Жадина, колеблются для Оки от 1,6 до 28,5 г/м², а для Среднего Днепра достигают даже 52 г. Неизвестнова приводит цифры, близкие к верхней границе колебаний биомассы по данным Жадина. Эти колебания не очень вероятны и объясняются, повидимому, несовершенством методики и отрывочностью исследования.

Potamodriletum до сих пор никем не обнаруживался. У Неизвестновой основные формы, характеризующие этот биоценоз, отнесены к биоценозу, обитающему в крупных песках; поэтому Potamodriletum или пропущен, или не выражен в Нижней Оке, в то время как он прекрасно представлен в Верхней Волге, на всем протяжении от Калинина до Рыбинска, в Москва-реке, в Мологе, в Днепре у Кременчуга. Колоссальное обилие микробентоса заставляет по-новому расценивать песчаные грунты реки; по богатству жизни в них они не уступают морским (Remane) и озерным пескам (мои данные по Переяславльскому озеру и данные Mooge по озеру Дуглас). Равным образом средняя биомасса речного песка — 28 г/м² очень значительна. Наконец, окончательно установлено большое значение заструг в распределении речного бентоса. К этому подходили Неизвестнова, Жадин и Крапин, но они не смогли достаточно полно и убедительно осветить эту важную особенность большой реки. Как показывают еще неопубликованные данные Кордэ, заструги играют крупную роль и в формировании речного планктона верхнего течения реки.

К Potamodriletum прилегает еще один биоценоз, занимающий в основном зону крупнопесчаного грунта—Propappetum egestosum. Зона крупного песка, особенно в своей более мелкой части, подвержена влечению в еще большей степени, чем средний песок, и в течение всего меженного периода. Заиление здесь падает, количество фитобентоса также, и в общем биотоп характеризуется более суровыми условиями, чем предыдущий. Поэтому основные виды, составляющие

костяк биоценоза, здесь представлены беднее; только Propappus volki сохраняет довольно крупные показатели. Появляются новые виды (табл. 2): олигохэта Marionina sp? (близка к M. lobata), Tripyla papillata (Nematodes) и длинные, узкие личинки хирономид, раньше обозначавшиеся, как Chironominae genuinae № 11—13. Кроме того, не-

Таблица 2

Propappetum cegestosum	Propappetum No. 1	Propappetum No. 2
Propappus volki	*Propappus volki*	*Propappus volki*
Cryptochironomus zabolotzkii	*Chironominae genuinae No. 12—14*	*Chironominae genuinae No. 11—13*
Parachironomus demeyeri	—	—
Polypedilum breviantennatum	—	—
Marionina sp?	?	—
Chaetogaster langi	?	*Potam. stephen.*
Potamodrilus stephensoni	?	*Aeolosoma neizwestnowae*
X		
Tripyla papillata	*Tripyla papillata*	
—	*Enoploides fluviatilis*	Nematodes (*!!*)
—	Cryptochironomus	—
Rhynchoscolex simplex	?	*Otoplana sp?*
Pisidium supinum	Pisidium supinum	Sphaeriidae
Limnicythere inopinata	*Pontogammarus sarsi*	*P. sarsi*
Monospilus dispar	?	*Loxodes rostrum*

Chaetogastrietum	macrobiotum
В. Волга	Ока
Chaetogaster krasnopolskiae	?
Macrobiotus sp?	?
Cryptochironomus zabolotzkii	*Chironominae genuinae No. 12—14*
Parachironomus demeyeri	
Potamodrilus stephensoni	?
Chaetogaster langi	?
Propappus volki	*Propappus volki*
Aeolosoma neizwestnowae	?
Cladopelma sp? (Chiron. genuinae No. 11)	
Chironominae genuinae No. 9	Chir. genuinae No. 9
Cryptochironomus macropoda	
Tripyla papillata	
Rhynchoscolex simplex	
Elaphodielletum tanytarsi	Tanytarsietum—Elaphodielletum propappi
Elaphodiella gracilis	*Tanytarsus sp?*
Propappus volki	*Propappus volki*
Tanytarsus sp?	*Elaphodiella gracilis*
Atheyella crassa	*Chaetogaster langi*

В. Волга	Ока
Cyclops fimbriatus	*Cryptochironomus monstrosa*
Chaetogaster langi	» *macropoda*
Marionina sp?	Macrobiotus sp?
Polypedilum breviantennatum	
Aphelocheirus aestivalis	
Acarina gen? sp?	
Acarina gen? sp?	
Macrobiotus sp?	

Примечание. Виды, обильно представленные в биоценозе, изображены курсивом.

сколько возрастает количество Chaetogaster langi, Monospilus dispar и Limnicythere inopinata. Количество Propappus достигает 20—40 тысяч на 1 м² и здешние Propappus в 1,5—2 раза крупнее по размерам и весу тех, что распространены в мелком песке. Такое укрупнение увеличивает поверхность приклеивания к песчинкам и общий вес тако икомбинации из песчинок и червя и, следовательно, сопротивляемость влечению. Биомасса этого биоценоза в среднем около 12 г/м² и сильно зависит от довольно редко расселенного по биотопу L. newaensis. Числовое обилие этого биоценоза колеблется от 100 до 150 тысяч на 1 м².

Повидимому, этот биоценоз встречен Жадиным в Средней и Нижней Оке. Из приведенных для него 12 видов некоторые, несомненно, случайны. Костяк этого биоценоза под названием Propappetum № 1 приведен в табл. 2; он же обнаружен и в Днепре [1]. В Нижней Оке в составе биоценоза появляется еще Pontogammarus sarsi. Биомасса достаточно велика, правда, за счет моллюсков (Sphaeriidae): для Средней Оки 20,82 г/м², для Днепра 12,2 г/м² (эта цифра вызывает сомнение, так как средний вес Propappus показан в 280 микрограмм, что невероятно даже при учете возрастания веса Propappus в подобных биотопах).

Биоценоз, описанный Неизвестновой для крупного песка дна Нижней Оки (табл. 2, Propappetum № 2), своеобразен не только по огромному богатству Propappus (среднее 15 170, максимум 160 900 экземпляров на 1 м²), но и по колоссальному обилию нематод (до 166 800). Изобилие некоторых олигохэт, присутствие Otoplana sp? заставляют предполагать, что здесь мы встречаемся с другим биоценозом, правда, близким к волжскому. Его биомасса должна быть значительной, хотя и уступает Propappetum egestosum. Близкий биоценоз встречен мной и в Москва-реке, но со значительно меньшим количеством Propappus. Вообще этот биоценоз нуждается в дальнейшем исследовании для четкого выявления его типичных свойств и встречающихся в природе вариантов.

Следующий биоценоз размещен в полосе гравия и на пограничной с ним зоне крупного песка. Он занимает самую глубокую часть дна, но тем не менее заметно подвержен воздействию течения, поскольку

[1] Числовое обилие этого биоценоза, конечно, занижено (максимум 43070 экземпляров на 1 м² в Днепре).

тут пролегает стрежень реки. Грунт составлен из зерен различного размера. Биоценоз несколько родственен предыдущим (до 24 тысяч Propappus volki). Tanytarsus, по данным Зверевой, здесь представлен особым видом, найденным ею на гравии и в других реках. Специфика биоценоза определяется наличием здесь обильного населения из веслоногих раков: Elaphodiella gracilis, Atheyella crassa (Harpacticidae) и Cyclops fimbriatus, причем довольно редко рассеянная E. gracilis (4—8 тысяч на 1 м²) иногда вылавливается в огромных количествах — до 140 тысяч на 1 м². Такие „жилы" рачков, вероятно, обязаны своим обилием вымыванию и влечению вниз по течению в силу большей скорости придонного течения, чем в других участках биотопа. Весьма характерен для этого биоценоза редко рассеянный Aphelocheirus aestivalis (Rhynchota). Чаще, чем в других биоценозах, здесь встречаются, к сожалению, оставшиеся неопределенными клещи. Возрастает количество личинок поденок. С соседним биоценозом роднит заметное обилие Marionina (табл. 2).

Я называю этот биоценоз Ellaphodielletum (табл. 2), хотя биоценоз под таким же названием может быть описан из сфагновых болот (Кордэ, Ласточкин, Цешинская), где господствующей формой, обильно и равномерно рассеянной, является Ellaphodiella gracilis; тщательное сравнение с описанием van Douwe не обнаружило каких-либо морфологических различий между болотными и речными экземплярами; повидимому, мы имеем дело с экологическими разновидностями. Этот же биоценоз оказался в узкой полосе гравия (5—10 м) в Москва-реке. Показатели его обилия в Волге сильно колеблются из-за неравномерного рассеяния Ellaphodiella: от 160 до 260 тысяч летом и от 68 до 132 тысяч зимой. Биомасса колеблется около 30 г/м², понижаясь зимой до 18 г/м². Этот биоценоз устанавливается впервые.

Последним в цепи речных биоценозов в плесовом участке является многоярусный биоценоз, разместившийся в пределах каменистого грунта (Ласточкин). Биотоп характеризуется очень сложным и пестрым составом грунта: щебень, галька, булыжник и, наконец, крупные валуны. Между ними много песка, по преимуществу крупного (75%), но имеется и мелкий песок и очень много ила и детрита. Грунт располагается на весьма крутом склоне (рис. 1) вогнутого берега; на расстоянии 40 м от берега глубина достигает 2 м. Верхняя часть яра представляет обнаженный песчаный крутой откос, половодье и дожди размывают такой откос, снося песок в воду. Валуны и щебень обильно поросли войлоком водорослей (Algetum); если камни образуют хорошую преграду для течения, то за ними развиваются макрофиты: различные рдесты, лютик и т. д.

Биоценоз состоит из трех ярусов: обитателей поверхности камня, — в основном в изученном участке Верхней Волги это обитатели водорослевых обростов (Algetum cricotopi), — и обитателей песчано-илистых прослоек между и под камнями (Limnodriletum). Над грунтом стойко держится придонный планктон, тесно связанный в своем возникновении с данным грунтом и представляющий верхний — придонный — ярус (Macrothricetum). Он состоит из нескольких кладоцер и циклопов, среди которых виды Macrothrix и Rhynchotalona представлены очень обильно (тысячи на 1 м² площади дна). Такой планктон регулярно появляется каждой весной над дном и, повидимому, не в результате сноса течением (половодьем), а вследствие вылупления in situ из зимних яиц, погрузившихся в грунт осенью. Биология и сезонные циклы этого яруса, вероятно, очень интересны (табл. 3).

Algetum представляет богатый видами биоценоз, широко распространенный в реках и озерах (Ласточкин). В его составе хорошо пред-

ставлены хирономиды (табл. 3), различные рачки, олигохэты, пиявки и ряд личинок насекомых.

К этому же ярусу, размещенному на камнях (верхняя и боковые поверхности), относится ряд форм, не связанных с обростами, по крайней мере не нуждающихся в защите от течения внутри обростов. Это — сидячие губки и мшанки и личинки насекомых, либо строящие себе ловчие сетки для улавливания проносящейся пищи, либо хорошие

Таблица 3

Limnodriletum

Верхняя Волга	Ока	Москва-река	Днепр
Верхний ярус Macrothricetum			
Macrothrix laticornis	Leydigia leydigia	?	
Rhynchotalona rostrata	?	Rh. rostrata	
Pleuroxus uncinatus	?	?	
Alona quadrangularis	A. quadrangularis	A. quadrang.	
Cyclops serrulatus	?	C. serrulatus	
Средний ярус Algetum cricotopi			
Cricotopus sp?	Cricotopus	Cricotopus	Cricotopus
Glyptotendipes gripekoveni	G. gripekoveni	?	G. gripekoveni
Ablabesmyia monilis	A. monilis	A. monilis	Cryptochiron.
Tanytarsus gregarius	T. gregarius	T. gregarius	Zernowia
Psectrocladius sp?	P. psilopterus	P. psilopterus	—
Rheotanytarsus sp?	Rheotanytarsus sp?	?	—
—	Trichocladius sp?	Trichocladius	*T. halophilus*
Stylaria lacustris	St. lacustris	St. lacustris	*St. lacustris*
Nais pseudoobtusa	N. pseudoobtusa	N. pseudoobtusa	—
„ *obtusa*	„ obtusa	„ obtusa	*N. obtusa*
„ *bretscheri*	„ bretscheri	„ bretscheri	*N. bretscheri*
„ *simplex*	—	„ simplex	*N. pardalis*
„ behningi	„ behningi	—	—
Nitocra inuber	N. inuber	N. inuber	—
Chydorus sphaericus	Ch. sphaericus	Ch. sphaericus	—
Cypridopsis vidua	C. vidua	?	C. vidua
Hydra sp?	Hydra sp?	Hydra sp?	*Hydra sp?*
Helobdella stagnalis	H. stagnalis	H. stagnalis	*H. stagnalis*
Herpobd. octooculata	H. octooculata	H. octoocul.	H. octoocul.
Glossiphonia complanata	G. complanata	G. complanata	*G. complanata*
Bythinia tentaculata	B. tentaculata	B. tentacul.	*B. tentacul.*
Viviparus viviparus	V. viviparus	—	*V. viviparus*
—	Dreissena polymorpha	—	D. polymorpha

Limnodriletum			
Верхняя Волга	Ока	Москва-река	Днепр
—	—	—	Teodoxus fl.
Spongilla fluviatilis	S. fluviatilis	S. fluviatil.	*S. fluviatil.*
Plumatella repens	P. emarginata	?	*P. repens*
—	Fredericella sultana	—	—
Neuriclipsis bimaculata	N. bimaculata	?	N. bimaculata
Hydropsyche ornatula	H. ornatula	—	H. ornatula
Ordella macrura	O. macrura	?	*O. macrura*
Baetis sp?	Baetis sp?	?	*Baetis sp?*
Heptagenia sulphurea	H. sulphurea	?	H. sulphurea
—	Corophium curvispinum	-	C. curvispin.
—	Dickerogammarus haemobaphes	—	Gam. ischnus
—	—	—	*Asel. aquatic.*
Нижний ярус Limnodriletum unionetum			
Limnodrilus newaensis	I. newaensis	L. newaensis	
„ *michaelseni*	„ michaelseni	„ michaelseni	
Psammoryctes barbatus	P. barbatus	P. barbatus	
Limnodrilus hoffmeisteri	L. hoffmeisteri	L. hoffmeisteri	
Ilyodrilus hammoniensis	I. hammoniensis	I. hammoniensis	
Limnodrilus udekemianus	L. udekemianus	L. udekemianus	
„ parvus	L. parvus	—	
Tubifex tubifex	—	T. tubifex	
Nais josinae	?	N. josinae	
„ *blanci*	?	—	
Amphichaeta leydigi	?	—	
Lamprodrilus sp?	—	—	
Dorylaimus stagnalis	D. stagnalis	?	
Trilobus stefanski	T. stefanski	?	
Unio tumidus	U. tumidus	U. tumidus	
Unio pictorum	U. crassus	U. pictorum	
Pisidium sp?	Sphaerium scaldianum	?	
Ilyocryptus agilis	?	I. agilis	
Polypedilum breviantennatum	Polypedilum	Polypedilum	
Procladius sp?	—	—	
Harnischia sp?	—	—	

Примечание. 1. Виды, обильно представленные в биоценозе, изображены курсивом. 2. Виды, напечатанные курсивом в графе „Днепр", характерны, для того же биоценоза в р. Тетерев.

иловцы, быстро переползающиеся с камня на камень и не связанные тесно с данным оброслом. Исключать все это население из среднего яруса и подчеркивать его самостоятельность преждевременно.

Нижний ярус состоит из большого количества тяжеловесных олигохет (виды Limnodrilus и Psammoryctes barbatus); частота встречаемости этих видов хорошо изучена на богатом материале (Ласточкин); к ним присоединяются несколько специфических микробентических олигохет. Очень типична иловая кладоцера Ilyocryptus agilis. Весьма характерно для биоценоза наличие Unio tumidus и pictorum; Viviparus viviparus, столь обычный в среднем и нижнем течении реки, здесь попадается редко.

Числовое обилие всех трех ярусов достигает 180—220 тысяч экз/м², из них на верхний ярус приходится от 20 до 80 тысяч, а на нижний около 100 тысяч. Для изучения среднего яруса отдельные камни обрабатывались слабым спиртом, чтобы отвалились спрятавшиеся в густом войлоке формы, остальные извлекались редкой щеточкой; затем производился пересчет на площадь камня. Поскольку в нижнем ярусе на 1 м² приходится до 6 тысяч L. newaensis, до 9 тысяч L. michaelseni и до 4 тысяч Psammoryctes, легко себе представить, как велика биомасса этого биоценоза. Она в среднем колеблется около 78 г/м² (исключая веса Unionidae и Viviparus). Хотя полоса, занятая этим биоценозом, узка (около 15% ширины сечения), тем не менее его биомасса значительно повышает общий уровень биомассы поперечного сечения русла.

Этот же биоценоз примерно в том же составе распространен по всей Верхней Волге от Калинина до Рыбинска и Ярославля; у Кинешмы обнаруживается тот же биоценоз с большей примесью Viviparus и пиявок (Ласточкин). Он же хорошо представлен в Москва-реке, Днепре и Оке, обогащаясь к нижнему течению последней Corophium curvispinum и Dikerogammarus haemobaphes.

Сравнение биоценозов поперечного сечения позволяет сделать следующие выводы: 1) сходство биоценозов постепенно уменьшается от одного берега к другому и Potamodriletum менее всего похож на Limnodriletum; то же справедливо и для Dorylaimetum; 2) по всему поперечному сечению распространены очень немногие виды: Limnodrilus newaensis, Propappus, Polypedilum, Rhynchoscolex simplex, Limnicythere inopinata, Dorylaimus stagnalis и D. filiformis; 3) числовое обилие колеблется от биоценоза к биоценозу ненаправленно; 4) в первых двух биоценозах макробентос составляет по числовому обилию 4—7% от общего количества особей, в Propappetum его удельный вес повышается до 18—20%, в Haphodielletum колеблется от 14 до 25%, а в Limnodriletum доходит до 50%; 5) средняя биомасса плеса равняется 32,2 г/м².

Глубокая противоположность между мелкопесчаным грунтом и каменистым вытекает и из моего опыта на Москва-реке. В щебневом грунте были выкопаны две глубокие ямки и в одну из них был помещен Potamodriletum polypedilum вместе со своим грунтом — мелким песком, в другую — тот же Potamodriletum, но отмытый от своего грунта, и помещенный в щебневый грунт, совершенно лишенный своего биоценоза (щебень был вынесен на берег, вымыт и высушен). Через 3 недели во втором участке (щебень с Potamodriletum) почти не осталось представителей этого биоценоза, и в опытный участок со всех сторон проникали элементы Limnodriletum, а в первом участке Potamodriletum с песком продолжал существовать в полном составе, хотя участок представлял собой небольшое пятно (23 см диаметром) в полосе щебня.

Не все плесы Верхней Волги имеют описанную последовательность биоценозов и грунтов. Так, ниже впадения р. Мологи дно так засыпано песком, что даже каменистый грунт наполовину погребен под крупным песком, а гравийного грунта нет совершенно. В нескольких плесах камни вкраплены в обнажившуюся юрскую глину, а в р. Мологе весьма обычна полная замена камня глиной. Биоценоз этого грунта — Polymitarcietum — широко распространен также в Оке и представлен в своих основных чертах на табл. 4.

Таблица 4

Polymitarcietum

Верхняя Волга	Ока
Polymitarcys virgo	Polymitarcys virgo
Ephemera vulgata	Ephemera vulgata
Palingenia longicauda	Palingenia longicauda
Glyptotendipes	Glyptotendipes
Limnodrilus newaensis	Limnodrilus newaensis
„ michaelseni	„ michaelseni
„ hoffmeisteri	„ hoffmeisteri
„ claparedeanus	„ claparedeanus
Psammoryctes barbatus	—
	Dickerogammarus haemobaphes
	Corophium curvispinum
	Hydropsyche ornatula

Вообще говоря, разнообразие плесов реки довольно велико, причем в основном варьируют грунты у горного берега. Схема этих вариаций изложена мною в специальной работе.

Второй структурный элемент меандра — перекат, располагающийся в крупной реке на перегибах русла, представляет морфологический антипод плесу, но крепко связан с ним и взаимодействует; в большинстве случаев он также асимметричен (рис. 4) по своей структуре и грунтам. На Верхней Волге в район переката продолжались все типы грунтов плеса. Вал, асимметрично пересекающий перекат, обрывался на гравийном грунте; корыто переката располагалось в пределах крупного песка и гравия; нижний побочень отсутствовал. Только ниже переката каменистый и гравийный грунты перекидывались к противоположному берегу, средний песок занимал их место, а полоса крупнопесчаного грунта искривлялась в сторону нового яра. На перевалах (более глубокие перекаты) плесовое расположение грунтов вообще не изменялось, хотя характер каждого грунта претерпевал заметные изменения. Когда имеются оба побочня, отчетливая асимметрия в расположении грунтов наблюдается достаточно часто как на Верхней Волге, так и на других реках.

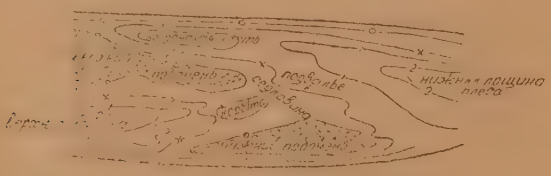

Рис. 4. Схема переката в плане

Поляков в своей работе приводит 29 разрезов по 11 перекатам Дона, и только на 10 разрезах оказалось симметричное расположение грунтов. Остальные разрезы обнаружили асимметрию грунтов со сдвигом крупного песка к одному берегу или с асимметричным расположением ила (или глины) только у одного берега. Неизвестнова упоминает, наряду с асимметричными перекатами, и симметричные: ил — песок — ил и песок — мергель — песок.

По мнению некоторых гидрологов, перекаты обязаны своим возникновением схождению двух мелей, идущих от противоположных берегов, образующих в русле своего рода перемычку, получившую название седловины (рис. 4), в которой асимметричный поток промывает себе более глубокий путь — корыто переката; следовательно, в образовании переката принимают участие два побочня, расположенные асимметрично. По мнению Лосиевского (b), перекат возникает односторонне от внедрения в поток мощной заструги, перекошенной в своей стрежневой части. При перекашивании вращательное движение противотечений (рис. 3) оказывается под острым углом к направлению течения реки и преобразуется в винтообразное движение; составляющая этого течения вызывает поступательное движение наносов по тыловому скату вдоль подошвы заструги. Эти винтообразные течения обуславливают устойчивость и „развитие" заструги; последняя начинает влиять на структуру потока и дальнейшее переформирование русла; при энергичном поступлении наносов заструга может перекрыть живое сечение потока. Таким образом, перекат рассматривается Лосиевским как заструга со всеми ее элементами: пологим напорным скатом, на поверхности которого поток промывает корыто; гребнем, косо перегораживающим все русло (или известную часть такового в случаях Верхней Волги), и, наконец, тыловым скатом, приобретающим здесь мощный характер и представляющим нагромождение очень рыхлого песка (так называемое подвалье).

Последовательность в расположении биоценозов на перекатах и перевалах сводится к следующему. Dorylaimetum или не выражен вовсе или весьма фрагментарно. На него можно рассчитывать только в затонской части (рис. 4), изолированной от течения. На Верхней Волге сильно развитых затонов нет, а в небольших затонах дно занято, действительно, Dorylaimetum. Зато Potamodriletum polypedilum развит прекрасно и занимает широкую полосу (до $^2/_3$ сечения). В частности, Potamodrilus stephensoni обладает еще более высокими показателями обилия (до 200 тысяч экземпляров летом). Наоборот, все элементы, связанные с несколько ухудшенным биотопом, численно резко уменьшаются, но зато несколько возрастает количество Chaetogaster krasnopolskiae и появляются в значительно большем количестве Macrobiotus sp? (до 20 тысяч). Наконец, в биоценозе заметно меньше хирономид. Биомасса снижается до 7,34 г/м².

На течение мелкого песка в корыте переката, в значительной степени замещающего здесь крупный песок, представляет уже новый биоценоз, сходный с Propappetum egestosum (табл. 2) и, несомненно, генетически с ним связанный. Propappus volki отходит на четвертое, пятое или даже на шестое место по обилию. На первые места выходят Chaetogaster krasnopolskiae и Macrobiotus sp?, достигая обилия в 10 тысяч экземпляров, сильно вырастает значение Chironominae genuinae № 11—13 (табл. 2), довольно часто встречается Chaetogaster langi, постоянно, но редко Aeolosoma meizwestnowae. Совершенно исчезают Limnicythere inopinata и Marionina sp? Поэтому я называю этот биоценоз Chaetogastretum macrobiotum. Общее обилие здесь значительно ниже по сравнению с Propappetum egestosum (летом в

средним 65 тысяч), а биомасса его резко уменьшается из-за редкого рассеяния L. newaensis и отсутствия тяжеловесных хирономид, падая до 4,27 г/м² в среднем. Еще беднее представлено население сыпучих песков подвалья со средним обилием в 25 тысяч экземпляров. Мне пришлось исследовать этот биоценоз и на Волге и в Москва-реке: во всех случаях наиболее стойко повторяется комплекс из Chironominae genuinae № 12—13, Chaetogaster krasnopolskiae и Macrobiotus sp?; остальные элементы встречаются непостоянно, и закрадывается сомнение, не является ли их присутствие результатом перекатного сноса. Что же касается названных форм, то они могут считаться биоиндикаторами рыхлых наносов, скапливающихся в результате влечения и прерывисто взвешенного движения наносов; в отношении Chironominae genuinae № 12—13 на это уже указывала Неизвестнова.

Повидимому, можно будет в дальнейшем установить известную систему этих индикаторов. Для зоны дюнного влечения путем валиков метаряби характерно присутствие Potamodrilus stephensoni и Polypedilum breviantennatum, для более интенсивного влечения — тяжеловесных и крупных Propappus volki и, наконец, для еще большего влечения—четырех вышеупомянутых видов.

Конечные звенья цепи грунтов представлены гравием, щебнем и камнем. Гравийный грунт, как правило, находился еще в пределах корыта, на его краю, с глубинами около 1 м и быстрым течением порядка 0,6—0,8 м/сек. на поверхности. Биоценоз, населяющий этот биотоп, можно было бы назвать Elaphodielletum, но эта форма занимает здесь не первое место, а от второго до пятого. На первое место выдвигается хирономида Tanytarsus n. sp., к нему близок Propappus volki, иногда Macrobiotus. Поэтому я хотел бы назвать этот биоценоз Tanytarsietum—Elaphodielletum—propappi. Численность его достигает обычно 70—80 тысяч, но в одном месте выше Калинина этот биоценоз был исключительно богат хирономидами (110 тысяч) и общее обилие дошло до 160 тысяч. Уже описанное укрупнение размеров и веса Propappus доходит здесь и в Chaetogastrietum до максимума—веса в 60—72 микрограмм и до двойных размеров в длину! Биомасса сильно колеблется в силу таких колебаний в обилии, и только большое количество проб позволяет установить ее размеры (в среднем 10,63 г/м²). Limnodrilietum находится уже вне корыта, но скорости течения и здесь несколько повышены, что вызывает исчезновение придонного планктона, некоторое уменьшение обилия и заметное снижение биомассы; повидимому, из-за вымывания иловых частиц обилие тяжеловесных олигохет заметно уменьшается, вызывая непропорционально крупное падение биомассы (42,04 г/м²). Средняя биомасса перекатного сечения в 1 м шириной равна 9,34 г/м², т. е. в 3,5 раза ниже по размерам средней биомассы плеса.

Чисто песчаных перекатов, так широко распространенных на Дону и во многих других реках, на Верхней Волге почти нет. Несомненно, что разнообразие перекатных биоценозов достаточно велико. Жадин, как следует из табл. 2, обнаружил только один перекатный биоценоз и при этом с ничтожным обилием. Основной разрез Неизвестновой проходил через перевал, но, судя по описанию гидрологических показателей, окские биоценозы должны быть ближе к плесовым, чем к перекатным.

Соотношение между площадью переката и площадью плеса варирует от 1:6 до 1:12, смотря по тому, имеется ли в пределах плеса перевал или нет. Расчет средней биомассы для всего мэандра, как естественного типического участка реки, имеет известное значение для сравнения со средней биомассой озера, несмотря на всю нежe-

лательность такого обеззараживания резко несопоставимых величин. Этот расчет дает диапазон колебаний от 28,68 до 29,75 г/м². Подобное количество, конечно, очень велико по сравнению с тем, что нам известно для озер; из озер СССР очень немногие имеют биомассу, приближающуюся к 30 г/м² или превышающую эту величину; в Западной Европе и Северной Америке тоже немногие озера имеют близкие или превосходящие размеры биомассы. По данным Жадина, известны такие случаи для рукавов (35,2 г/см²), поименных озер (30—48 г/см²) и, наконец, для некоторых затонов. Количество таких случаев с пойменными озерами, несомненно, будет расти (Кордэ и Агрикова). Равным образом и для русла реки эти случаи не так уже исключительны. Несомненно, что глубокие плесы больших равнинных рек и каменистые и глинистые биотопы плесов и перевалов дадут весьма крупные показатели биомассы.

Основные закономерности в размещении биоценозов в реках и в изменениях показателей обилия животной жизни сводятся, следовательно, к следующему:

1. Размещение биоценозов определяется в первую очередь особенностями грунтов, в которых расселены организмы, и придонными течениями, во всяком случае поступательным турбулентным течением, а возможно, что и поперечным.

2. В силу асимметричного размещения грунтов на плесах, возникающего уже в верховьях реки, размещение биоценозов в реке асимметрично[1]; симметричное распределение биоценозов является исключением.

3. В то время, как в озерах биоценозы обычно располагаются сплошными замкнутыми кольцами (прибрежная область) или сплошными площадями, в реке все биоценозы размещаются прерывисто в силу закономерностей меандрирования: Limnodriletum (или Polymitarcietum на р. Мологе) и Elaphodriletum перекидываются от одного вогнутого берега к другому, а Dorylaimetum и Potamodriletum от одного выпуклого берега к другому, в ряде случаев, повидимому, совершенно прерываясь (биоценозы вогнутого берега) в перекатных участках (перекаты второго типа Попкова). Prosopretum превращается на перекате в Chaetogastretum. Пестрота и сложность в распределении биоценозов еще усиливается наличием поперечных форм формирований русла в виде валов, перекатов и заструг.

4. Взаимное размещение биоценозов каждую весну, а иногда и осенью в известной степени корригируется паводками, поскольку по современным гидрологическим представлениям в паводочный период происходят основные переформирования русла, ликвидация многих поперечных образований и т. д. Таким образом, годичные циклы биоценозов связаны с сезонными колебаниями климата не только прямо, но и через паводочные явления. Прямое влияние весеннего паводка на взаимное размещение биоценозов Prosopretum и Potamodriletum — увеличение ширины первого за счет второго — наблюдалось мною в Верхней Волге весной 1936 г.

5. Количественные показатели обилия животной жизни в реке испытывают закономерные колебания в пределах плесового меандра, повышаясь в центральной части меандра (из-за развития заструг и наибольшей ширины каменистого грунта) и падая на перевалах и особенно резко на перекатах. Эти колебания исключительно резки в отношении весового обилия и несколько менее резки в отношении числового обилия.

[1] По данным Месяцева, и косяки придонных рыб держатся в реке асимметрично

Высокие кормовые показатели бентоса Верхней Волги стоят в резком противоречии с низкими размерами вылова бентосоядных рыб в Волге (8—18 кг с га). Несомненно, что современные размеры уловов не отвечают подлинной рыбопродуктивности реки и могут быть повышены в 1,5—2 раза. Но и тогда указанная диспропорция, уменьшившись в размерах, сохранит свое реальное значение. Возможно, что причина этой реальной диспропорции коренится в невозможности для современного набора речных рыб Европейской равнины в должной мере использовать ресурсы тяжеловесного и быстро прячущегося бентоса (олигохэты, хирономиды) в плотном песке и в камнях из-за недостаточного ротового аппарата (роющего аппарата в виде рыла или в виде мощно высасывающей трубки). Решение этого вопроса должно стать предметом специального исследования.

Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
2. V. 1942

ЛИТЕРАТУРА

Белостоцкий. Изв. Геогр. о-ва, 72, 1940.
Жадин. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, V, 1940.
Кордэ и Агрикова. Тр. Ивановск. с/х ин-та, 1, 1935.
Крапин. Проток. о-ва естеств. Казанск, ун-та, 345, 1929.
Кустов. Тр. Центр. ин-та речн. флота, 1, 1940.
Ласточкин. Тр. Ивановск. с/х ин-та, 2, 1936
Лосиевский. (a) Тр. ин-та водн. транс., 86, 1934; (b) Тр. ин-та водн. трансп., 178 1937; (c) Борьба с перекатами, Речиздат, 1940.
Маккавеев. Тр. по гидрол. Геогр.-эконом. ин-та. 1, 1938.
Маккавеев и Советов. Тр. ин-та речн. флота, 3, 1940.
Месяцев. Изв. АН СССР, сер. биол., 1937.
Неизвестнова-Жадина. Изв. АН СССР, сер. биол., 1937.
Потапов. Поперечная циркуляция в открытом потоке, 1936.
Moore. Ecol. Monogr., 9, 1937.
Remane. Wiss. Meeresunter, NF., 26, 1933.

D. A. LASTOCHKIN. FOOD RESOURCES OF THE UPPER VOLGA

Summary

For the study of a river biocenosis distribution it is highly important to divide the river into natural segments—meanders.

The bend (fig. 1 and 2) has a typical asymmetry in the distribution of depths, sediments and current velocities. The sediments vary from the sand at the convex bank to pebbles and shingle at the concave bank. To this assymetry another morphological assymmetry of the convex shore is added—accumulation of the so called zastruga or current ripple marks (fig. 2 and 3). It is easy to imagine that the biocenoses also distribute themselves at the bottom asymmetrically.

At the convex shore two related biocenoses are found: the first in the hollow under the lee slope of zastruga and the lower part of current slope of zastruga, as shown in fig. 2 by a shading; the second — on the upper part of current slope and on the crest of zastruga. The first is characterized by an abundance of nematods and oligochaets Propappust volki (Dorylaimetum propappi), the second, by an abundance of Potamodrilus stephensoni (Oligochaeta) and of a larva of Chironomidae — Polypedilum breviantennatum (Potamodriletum polypedilum). The total abundance reaches 460000 specimen per square meter in the summer aspect and 530000 sp. in the winter aspect, where as the biomass varies from 28 to 34 gr. per sq. m., reaching in places of Dorylaimetum—37 gr. per. sq

m., the macrobenthos of this biomass comprises from 6 to 15% of total weight. The compostion of biocenoses is given in the table 1.

The third biocenosis — Propappetum egestosum is found in the coarse sand, where the traction of load takes place. As it is to be seen from table 2, the biocenosis has a great analogy in its composition to Potamodriletum; the forms preferring silted sand disappear altogether, several typical representatives of Potamodriletum decrease in abundance, while several new species appear. The total abundance falls in the average to 130000 sp. p. sq. m., the average weight — to 12 gr. The given biocenosis is the poorest in abundance.

All the three biocenoses are found in other rivers of USSR as well. Dorylaimetum in Oka and Dniepr, Potamodriletum in Moscow river and Dniepr, Propappetum in Oka and Moscow river (Propappetum No. 1 table 2). In several cases they are represented by special varieties, as for example in lower Oka, where in Dorylaimetum one finds other larvae of Chironomidae (table 1), and in Propappetum—Pontogammarus sarsi. In the lower Oka instead of Propappetum one meets in some places another biocenosis mentioned in table 2, as Propappetum No. 2.

In the Upper Volga and in Moscow river further comes a special biocenosis Elaphodielletum having its habitat in the deepest part of the coarse sand and gravel — table 2, having a certain analogy to Propappetum, but at the same time characterized by a predominance of some species of Harpacticidae and a specific for that biocenosis larva Tanytarsus; the abundance of Acarina and the presence of Aphelocheirus aestivalis also give an originality to this biocenosis. In the summer aspect the abundance reaches here in the mean 180000 sp., and in the winter aspect—120000. The biomass of the biocenosis varies about 50 gr. per sq. m.

The last biocenosis of transverse section of Volga is the biocenosis of the stony bottom (Limnodriletum), consisting of 3 layers. The middle layer is located on the surface and the sides of stones and on the surface of shingle, in general amid the algae, covering the stones (Algetum cricotopi). The lower layer is found between and under the stones and in silt, deposited in spaces among the stones (Limnodriletum unionetum). Upon the stones near the bottom the plankton of crustaceans (Macrothricetum, table 3) holds steadfastly. The plankton is connected with the bottom: the winter eggs are kept there and several prevalent forms find there their nourishement. On account of this, I regard it as an upper layer of the biocenosis. The total abundance reaches 220000 specimen per sq. m. in the summer aspect, while the highest abundance is certainly given by the lower layer. The mean biomass of this biocenosis is very great—78 gr. per sq. m. The same biocenosis is found in Moscow river, Oka and Dniepr (table 3).

The transverse section does not always end by a stony bottom: the concave bank sometimes in the fine river gravel the last biotop is found; more rarely the stony bottom is substituted by marl, clay and claystone and by stone flags. In these cases the biocenoses also prove to be different: on marl—Spongietum—Viviparietum—coroph. (Neizwes nowa—1937), on clay—Polymitarcietum (table 4) and so forth.

The mean biomass of the whole transverse section (260×1 m.) of 1 m. width equals 32,2 gr. per sq. m., one must acknowledge such a dimension of the biomass to be very great in comparison to the biomass of lake a benthos.

The biocenoses of the shoal crossing or silt markedly differ from biocenoses of the depth. Dorylaimetum, connected with silted sand usually is absent, being present only in bays closed to current. On the other

hand, a Potamodriletum is finely represented by a high abundance of Potamodrilus stephensoni with two new pecularities: great abundance of Chaetogaster krasnopolskiae and Macrobiotus sp? The most original is the biocenosis substituting Propappetum—the one called Chaetogastriatum—marcobiotum (table 2) in which a further diminuation of abundance (80 000 in the mean), and especially of the biomass takes place (not seldom the biomass falls below 4 gr. per sq. m.). Such a diminuation is caused by rare presence of Limnodrilus newaensis and the disappearance of heavy Chironomids. The Elaphodielletum and Limnodriletum also show a certain diminuation of abundance (75 000—100 000 in the summer aspect) and of biomass. Therefore the mean biomass of the transverse profile falls to 9,34 gr. per sq. m. Particularly poor in animal life is the lee slope of the sand bank, where in the friable sand one encounters almost only Cryptochironomus, Parachironomus and Chaetogaster with Macrobiotus sp?

One can calculate the average biomass and that of the whole meander: it constitutes 27,2—28,7 gr. per sq. m. (in dependence on the ratio of the length of bend and shoal crossing). These figures are remarkably high: one rarely finds figures approaching them even for the biomass in the lakes of USSR, especially, if one bears in mind, that the molluscs Sphaeriidae play a very secondary rôle in this biomass.

It is very important to note that all categories of benthos are used as food for fishes. Microbenthos serves as food for the young (Dorylaimus, Propappus), where as the grown up fish feeds upon oligochaets, especially upon Limnodrilus newaensis and larvae of Chironomidae.

In view of the full value of the benthos for the fishfood, undouobtedly still increasing along the current of large rivers, the low fish productivity of these large rivers is mysterious. No doubt this productivity is bower than might be admissible, on account of technical reasons. However it is just as probable that the fish cannot utilise the food riches of the river on account of the absence of such forms of river fish, which could catch quickly the hiding Limnodrilus newaensis and the large larvae of Chironomidae from the firm sand and especially from stone scatterings, where oligochaets easily hide from fish. Only the fishes with burrowing proboscis—like rostrum can secure a good utilisation of such benthos, however it is still problematic whether one could find forms capable of complete utilisation of benthos on stone scatterings.

The interrupted distribution of biocenoses crossing from one shore to another in annexed meanders and the regular variations in the size of the biomass are the principal specific characteristics in the space and quantitative distribution of animal life in rivers.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 2, 1944 Classe des sciences biologiques

Р. Л. БЕРГ

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ СТЕПЕНЬЮ ПРОЯВЛЕНИЯ МУТАЦИЙ В ГЕТЕРОЗИГОТНОМ СОСТОЯНИИ И ИХ КОНЦЕНТРАЦИЕЙ В ГЕНОТИПЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ DROSOPHILA MELANOGASTER

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Эволюция органического мира — это не просто процесс возникновения отличий между живыми существами. Это скорее возникновение различий между группами сходных особей. Одинаково поражает как различие между особями, принадлежащими к разным группам, так и сходство их в пределах одной группы. Каким образом возникает это единообразие — вопрос не менее существенный для понимания эволюции, чем вопрос о возникновении различий.

Известно, что наследственные изменения возникают в качестве единичных мутаций. Очевидно, вслед за возникновением мутации следует процесс изменения в соотношении мутантного и нормального аллеломорфа в популяции. Он заканчивается тогда, когда новая мутация завоюет всю популяцию, т. е. когда в эту популяция окажется гомозиготной по новой мутации, либо когда восторжествует нормальный аллеломорф и носители мутантного признака вымрут, либо, наконец, когда между численностью нормальной и мутантной формы установится равновесие, приспособительное для популяции в целом. Последнее наблюдается в случаях равновесного полиморфизма [Шмальгаузен (b), Берг (f), Беляев, Timofeeff-Ressovsky]. Возникновение низших таксономических единиц в процессе видообразования и совершается путем накопления разных мутаций в популяциях.

Вопрос о причинах изменения концентраций мутантных генов в популяциях привлекает внимание многих биологов [см. сводку у Dobzhansky (b)].

Можно указать на ряд факторов, от которых зависит концентрация мутантных генов в популяции. Главнейшие факторы — это мутационный процесс и естественный отбор; некоторую роль должны играть также случайные колебания в соотношении мутантного и нормального аллеломорфа. Известно, что степень проявления мутаций различна в гомозиготном и гетерозиготном состоянии. Действие естественного отбора будет различно, в зависимости от степени доминантности мутаций, а также от того, с какой частотой мутации переходят в гомозиготное состояние. Эффективность отбора стоит таким образом в тесной связи с размерами популяций. Ограничение размеров популяций не только повышает вероятность инбридинга и тем самым вероятность выщепления гомозигот, но оно способствует

и случайным колебаниям в соотношении мутантных и нормальных аллелей. Эти случайные колебания имеют значение для безразличных признаков, не снижающих и не повышающих жизнеспособности особей [Gulick, Crampton (a, b), Elton]. Вновь возникшая мутация представлена в популяции гетерозиготными особями. Если мутация полностью рецессивна, ее присутствие в генотипе особи и представляет собой безразличный признак, и начальные этапы изменения ее концентрации в популяции как раз и будут зависеть от случайных колебаний в соотношении мутантных и нормальных аллелей, безотносительно к тому, вредна или полезна мутация в гомозиготном состоянии. По мнению многих авторов, эти случайные изменения, совершающиеся без участия отбора под прикрытием нормального фенотипа (в гетерозиготном состоянии), и определяют собой концентрации мутантных генов в популяциях ограниченного размера [Dobzhansky (b), Дубинин (a, b), Дубинин и др. (a, b), Ромашов, Дубинин и Ромашов, Wright (a, b, c, d), Dobzhansky (a), Dobzhansky and Wright]. Все эти авторы считают, что большинство мутаций рецессивно, а резкие колебания численности, характерные для популяций очень многих видов животных, приводят к ограничению численности популяций, хотя бы в некоторые периоды их существования.

Несмотря на то, что численности популяций придается в теории такое важное значение, нет ни одной работы, посвященной изучению концентраций гетерозиготных мутаций в популяциях различной величины.

Dobzhansky (a), Dobzhansky and Wright показали, что концентрация летальных мутаций больше в популяциях D. pseudoobscura Мексики и Гватемалы, чем в популяции того же вида, обитающей в Долине смерти. Dobzhansky считает, что это различие зависит от того, что популяция Долины смерти подвержена бо́льшим колебаниям численности, чем две другие популяции. Частота возникновения мутаций во всех трех популяциях оказалась одинаковой. Изучение влияния летальных мутаций на жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии у D. pseudoobscura показало, что в лабораторных условиях летальные мутации не оказывают заметного влияния на жизнеспособность гетерозигот (Dobzhansky, Dobzhansky and Wright, Dobzhansky and Queal, Sturtevant). Есть, однако, основания предполагать, что в природе влияние гетерозиготных летальных мутаций сказывается более резко, чем в лаборатории [Берг (d)]. Поэтому мы вправе ожидать меньшей концентрации летальных мутаций в той популяции, где отбор более суров. В периоды резкого снижения численности популяции борьба за существование становится особенно ожесточенной [Шмальгаузен (a), Калабухов], интенсивность отбора возрастает. Более низкая концентрация летальных мутаций в популяции Долины смерти, быть может, как раз и объясняется более суровыми условиями естественного отбора гетерозиготных мутаций. Следует сравнивать концентрации гетерозиготных летальных мутаций в тех популяциях, в которых различия размеров, определяемые существованием преград для распространения, не сопровождаются различиями в колебаниях численности.

Зависимость между частотой возникновения мутаций и их концентрацией изучена для D. melanogaster Оленовым и его сотрудниками, для D. pseudoobscura — Dobzhansky and Queal, Dobzhansky and Wright. Опыты показали, что у D. pseudoobscura при одинаковой мутабильности концентрации мутантных генов различны; то же наблюдается в некоторых популяциях D. melanogaster (Умань, Бобров). В других популяциях этого же вида, наоборот, при разной мутабиль-

ности концентрации мутантных генов весьма сходны (Умань, Симферополь). Прямой зависимости между мутабильностью и концентрацией мутаций, очевидно, не существует.

Сопоставление между степенью доминантности мутаций в различных популяциях и насыщенностью генотипа популяций гетерозиготными летальными мутациями никогда не было сделано.

С 1937 по 1941 г. я изучила шесть естественных популяций и одну лабораторную линию D. melanogaster.

Результаты этого исследования позволяют сопоставить степень доминирования мутаций, частоту их возникновения и концентрацию гетерозиготных мутаций в популяциях различного размера.

В 1937 г. (июль-сентябрь) я изучила обширную многочисленную популяцию г. Умани (Украина, Киевский район), в 1937 г. (октябрь-ноябрь) и 1938 г. (июль-сентябрь) — несколько менее обширную популяцию Никитского сада (Крым, близ Ялты). Эта популяция частично изолирована на границе ареала распространения вида, обусловленной рельефом местности. Осень 1939 г. была посвящена изучению маленькой популяции Делижана (Армения) и обширной популяции Еревана (ноябрь). В 1940 г. (август-сентябрь) были изучены популяции Каширы и Серпухова (Московская область). В 1941 г. (сентябрь) я снова изучала популяцию г. Каширы.

Некоторые из этих популяций отличались друг от друга по численности и степени изоляции. Популяция Делижана изолирована в горной долине на высоте 1400 м над уровнем моря. Она заселяет фруктовый сад. Мухи собраны на маленькой винодельне, расположенной в саду. Условия их существования сходны с условиями существования уманских мух, однако, численность популяции в тысячи раз меньше, чем в Умани. Популяция Делижана представляет собой один изолированный очаг размножения мух. Популяции Каширы и Серпухова обитают на эколого-климатической границе ареала распространения вида. Они отличаются от всех остальных популяций исключительно малым числом особей, так как условия для развития мух здесь гораздо менее благоприятны [Берг (g)]. Изоляция отдельных очагов размножения достигается малочисленностью популяций.

Степень доминирования видимых мутаций, найденных путем просмотра мух, пойманных в естественных условиях, изучена в популяциях Умани, Никитского сада, Каширы, Делижана и в лабораторной линии „Флорида".

Степень доминирования летальных мутаций изучена мною в популяциях Каширы и Делижана, а Мазинг — в популяции Никитского сада (1938).

Частота возникновения летальных мутаций во второй хромосоме изучена в популяциях Никитского сада, Делижана, Каширы и Серпухова и в лабораторной линии „Флорида".

Оленов и др. в 1937 и 1938 гг. изучили мутабильность уманской популяции.

Концентрация летальных мутаций во второй хромосоме изучена во всех шести популяциях и в лабораторной линии „Флорида".

Оленов и его сотрудники также изучили концентрации летальных мутаций в уманской популяции в 1937 и 1938 гг.

Результаты всех этих опытов представлены в табл. 1.

Сопоставим сначала насыщенность генотипа гетерозиготными летальными мутациями со степенью изоляции популяций. Оказывается, прямой зависимости между степенью изоляции популяций и концентрацией мутаций в их генотипе нет. Насыщенность генотипа летальными мутациями во всех популяциях поразительно сходна. Концен-

трации сходны вопреки тому, что частота возникновения мутаций сильно варьирует. Например, частота возникновения мутаций в популяции г. Умани в 15 раз больше, чем та же частота в Делижане. В Никитском саду мутации возникают в 4 раза чаще, чем в лабора-

Таблица 1

Популяции	Степень изолированности популяции	Концентрация летальных мутаций во второй хромосоме (a)	Частота возникновения летальных мутаций во второй хромосоме (e)	Соотношение между концентрацией мутаций и частотой их возникновения ($r=a/e$)	Степень доминирования (% проявления) мутации „веточка“ в потомстве скрещивания мутантной особи из популяции с нормальной особью из той же популяции [4]	Процент летальных мутаций, понижающих жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии	Процент летальных мутаций, повышающих жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии
Умань	Обширная неизолированная популяция	28,1±0,9[1]	5,9 ±1,2[2]	4,8	16,2 ±0,75	—	—
Никитский сад	Менее обширная, частично изолированная популяция	21,2±1,8	1,27±0,42	16,7	15,5 ±2,5	30,8[3]	0[3]
Кашира (1940 и 1941)	Малочисленные популяции, обитающие на границе ареала распространения вида	25,7±4,4 24,5±3,5	0,49±0,21 0,43±0,25	52,4 57	4,2 ±0,65 3,03±1,47	0 —	13,9 —
Серпухов							
Делижан	Маленькая популяция, изолированная в горной долине	27,4±2,8	0,39±0,27	70,8	0,65±0,46	3,1	3,1
„Флорида“	Маленькая популяция, полностью изолированная в лабораторных условиях	20,3±4,7	0,35±0,35	58	3,8 ±1,19[4]	—	—
Ереван	Обширная неизолированная популяция	21,5±2,8	—	—	—	—	—

[1] По данным Оленова и др.

[2] По данным Мазинг.

[3] Сравнение степени выражения и частоты проявления мутаций в гетерозиготном состоянии в естественных популяциях D. melanogaster показало, что в одних популяциях (Умань, Никитский сад) все мутации выражены более резко и чаще проявляются в гетерозиготном состоянии, чем в других (Делижан, Кашира, „Флорида“). Поэтому в графе 5 выбрана для примера лишь одна мутация — „веточка“ (отросток на второй поперечной жилке крыла). Различия в ее проявлении характерны для всех мутаций.

[4] Самцы с признаками „веточка“, найденные в популяции г. Умани, скрещивались с девственными самками из лабораторной линии „Флорида“.

торной линии „Флорида", между тем концентрации мутаций в этих популяциях одинаковы.

Это сходство популяций в отношении концентрации мутаций не позволяет обнаружить зависимость между степенью изоляции популяции и концентрацией мутаций в их генотипе. Иное дело, если мы обратимся к соотношению между концентрацией летальных мутаций (a) и частотой их возникновения в одном поколении (e) и сопоставим это соотношение $\left(\frac{a}{e} = r\right)$ со степенью изоляции популяций (табл. 1, графа 4).

Соотношение r — отнюдь не отвлеченная величина. Оно показывает, во сколько поколений мутации могут достигнуть той концентрации, которая характеризует популяцию. Или, иначе говоря, каково в среднем число поколений, на протяжении которых мутация может просуществовать в популяции, не подвергаясь уничтожению (элиминирующему действию естественного отбора или случайного колебания в соотношении мутантных и нормальных аллелей). Оказалось, что между соотношением r и степенью изоляции популяций существует совершенно закономерная зависимость. Это справедливо как для второй, так и для половой хромосомы (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение между концентрацией летальных мутаций и частотой их возникновения в половой хромосоме в различных популяциях Drosophila melanogaster

Популяция	Концентрация			Частота возникновения e_1	Соотношение $\frac{a_1}{e_1} = r_1$
	Число изученных хромосом	Летальные мутации			
		Число	% a_1		
Умань	294	7	2,4	1,2 ±0,38	2
Никитский сад	122	1	0,82	0,83±0,26	1
Каширa	104	2	1,9	0,34±0,13	5,6
Дедижан	116	1	0,86	0,13±0,13	6,6

Чем больше степень изоляции популяции и чем соответственно меньше ее численность, тем больше r[1], т. е. тем больше число поколений, на протяжении которых летальная мутация может просуществовать в популяции, не подвергаясь элиминации. Между тем элиминация гомозигот происходит наиболее интенсивно как раз в малочисленных популяциях, так как в этих популяциях вероятность инбридинга больше. Очевидно, различия в скорости элиминации гомозигот не могут объяснить различий в соотношении между концентрацией и мутабильностью, которое существует между популяциями. Остается два предположения: 1) либо ограничение размеров популяции способствует накоплению мутаций в ее генотипе в силу случайных колебаний в соотношении мутантных и нормальных аллелей, 2) либо в популяциях большего размера элиминация гетерозиготных мутаций происходит с большей частотой.

[1] Некоторое понижение величины r наблюдается лишь во „Флориде", где степень изоляции наибольшая. Элиминация гомозиготных летальных мутаций, повидимому, значительно выше в лабораторной линии, чем в естественных популяциях.

Первому предположению противоречит то поразительное сходство, которое существует даже между различными изолированными популяциями в отношении абсолютной концентрации мутаций. Следуя этому предположению, мы вправе были бы ожидать различий, а не сходств в концентрации мутаций [1].

Если мы обратимся к различиям в степени доминантности мутаций, которые существуют между некоторыми из изученных популяций (табл. 1, графа 5), нам сразу станет ясно, что следует отдать предпочтение второму предположению. В обширных популяциях степень доминантности мутаций выше, и они в большей мере досягаемы для действия естественного отбора, чем в изолированных популяциях. Это справедливо как для видимых, так и для летальных мутаций (табл. 1, графа 6).

В уманской популяции, по мере сезонного увеличения численности, концентрация летальных мутаций возрастает (Берг, Бриссенден и др.). Повидимому, по мере ослабления отбора все большее количество гетерозиготных летальных мутаций ускользает от его действия.

В предыдущей работе я показала, что в популяции Никитского сада элиминация гетерозигот происходит в десятки раз чаще, чем элиминация гомозигот даже в период сокращения численности популяции [Берг (d)]. Мазинг обнаружила, что 30,8% летальных мутаций, выделенных из популяции Никитского сада, понижают жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии в лабораторных условиях. Как показали мои опыты, летальные мутации, выделенные из изолированных популяций Каширы и Делижана, понижают жизнеспособность гетерозигот значительно меньше. В Делижане лишь 3,1% летальных мутаций понижают жизнеспособность гетерозигот. В Кашире из 24 летальных мутаций и 12 семилеталей ни одна не понижала жизнеспособность гетерозигот. Напротив, летальные мутации, повышающие жизнеспособность гетерозиготных личинок, встречаются чаще в Кашире, чем в Делижане, и совсем не найдены в Никитском саду (табл. 1, графа 7) [Берг (c, h)].

То поразительное сходство, которое существует между различными популяциями в отношении концентрации мутаций, наводит на мысль о существовании какого-то равновесия между факторами, обусловливающими концентрации гетерозиготных мутаций. Так оно и есть в действительности. В одних популяциях высокая концентрация создается вопреки низкой доминантности нормального фенотипа, [illegible]ря большой частоте возникновения мутаций. Так обстоит дело в обширных популяциях Умани и Никитского сада.

В других популяциях (Делижан, Каширa, Серпухов, „Флорида“) высокая концентрация зависит от высокой доминантности признаков нормального фенотипа. Эта высокая доминантность позволяет накопиться неблагоприятным мутациям в генотипе популяций, вопреки низкой частоте возникновения летальных мутаций и большей вероятности выщепления гомозиготных мутаций.

Сходство между популяциями в отношении концентраций летальных мутаций основано на обратной корреляции между мутабильностью и степенью доминантности признаков нормального фенотипа.

---

[1] Этому предположению противоречит также сходство между концентрациями летальных мутаций во второй и третьей хромосоме в пределах каждой популяции. По моим данным, концентрация летальных мутаций в уманской популяции (1937) во второй хромосоме $14{,}6 \pm 1{,}9\%$, в третьей — $14 \pm 1{,}9\%$, в популяции Никитского сада (суммарно 1937—1938 гг.) концентрация летальных мутаций во второй хромосоме $21{,}2 \pm 1{,}8\%$, в третьей $20{,}8 \pm 2{,}3\%$ (Берг, Бриссенден и др.).

Впервые эта корреляция была открыта Muller и подтверждена затем мною (a, b) и Нейгаузом.

В предыдущих работах я показала, что полная изоляция, исключая возможность межгруппового отбора на приспособляемость, приводит к понижению мутабильности (*c*) и к повышению доминантности признаков нормального фенотипа (*h*). Различия размеров популяций, влияя на мутабильность и доминантность, играют, таким образом, косвенную роль в образовании концентраций гетерозиготных мутаций.

Установление сходства между концентрациями мутаций в популяциях, отличающихся друг от друга как по частоте возникновения, так и по степени проявления мутаций, само может рассматриваться как доказательство в пользу существования корреляции между мутабильностью и степенью доминирования мутаций.

Различия в соотношении между концентрацией мутаций и частотой их возникновения, которые наблюдаются между естественными популяциями D. melanogaster, зависят от различия в степени доминирования мутаций в этих популяциях.

Мутационный процесс и отбор — главные факторы, изменяющие соотношение мутантных и нормальных форм в популяциях.

Интенсивность отбора гетерозиготных мутаций зависит от степени доминантности этих мутаций.

Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
12. X. 1942

ЛИТЕРАТУРА

Беляев М. М. Журн. общ. биол., 1, № 4, 1940.
Берг Р. Л. (a) Диссертация, 1939; (b) Рефераты работ учрежд. Отдел. биол. наук АН СССР, 1940; (c) ДАН, 32, 71, 1941; (d) Изв. АН СССР, сер. биол., 4, 1943; (e) ДАН, XXXVI, 2, 79, 1942; (f) Журн. общ. биол., 3, 1942; (g) ДАН, XXXVI, 4—5, 171, 1942; (h) ДАН, XXXVI, 9, 304, 1942.
Берг Р. Л., Бриссенден Э. Б. и др. Журн. общ. биол., 2, 143, 1941.
Дубинин Н. П. (a) Журн. эксп. биол., 7, 463, 1931; (b) Усп. совр. биол., 13, № 2, 1940.
Дубинин Н. П. и др. (a) Биол. журн. 3, 166, ч. 1 и 2, 1934; (b) Биол. журн., 5, 939, 1936.
Дубинин Н. П. и Ромашов Д. Д. Биол. журн., 1, 52, 1932.
Калабухов Н. И. Журн. общ. биол., 2, 381, 1941.
Мазинг Р. А. ДАН, 25, 65, 1939.
Нейгауз М. Е. ДАН, 30, 161, 1941.
Оленов Ю. М. и Харман Н. С. ДАН, 19, 409, 1938.
Оленов Ю. М. и др. ДАН, 24, 476, 1939.
Ромашов Д. Д. Журн. эксп. биол., 7, 442, 1931.
Шмальгаузен И. И. (a) Пути и закономерности эволюционного процесса, М.-Л., 1939; (b) Журн. общ. биол., 1, 509, 1940.
Crampton H. E. (a) Carn. Inst. Wash. Publ., 228, 1, 1916; (b) Carn. Inst. Wash. Publ., 410, 1, 1932.
Dobzhansky Th. (a) Genetics, 24, 391, 1939; (b) Genetics and the Origin of Species, New-York, 1937.
Dobzhansky Th. and Queal M. L., Genetics, 23, 463, 1938.
Dobzhansky Th. and Wright S., Genetics, 26, 23, 1941.
Eaton Ch. Animal ecology and evolution. Oxford Univ. Press., 1930.
Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press., 1930.
Gulick J. T. Evolution, racial and habitudinal. Carn. Inst. Wash. Publ., 25, 1, 1905.
Muller H. J. Journ. Gen., 30, 407, 1935.
Sturtevant A. H. Biol. Bull., 73, 542, 1937.
Timofeeff-Ressovsky N. N., Biol. Zbl., 60, № 3-4, 1940.
Wright S. (a) Genetics, 16, 97, 1931; (b) Proc. VI Int. Congr. Gen., 1, 356, 1932; (c) Proc. Nat. Acad. Sc., 23, 307, 1937; (d) Amer. Nat., 74, 1940.

R. L. BERG. RELATION BETWEEN THE DEGREE OF FREQUENCY OF MUTATIONS IN THE HETEROZYGOUS STATE AND THEIR ACCUMULATION IN THE NATURAL POPULATIONS OF DROSOPHILA MELANOGASTER

Summary

Within 1937—1941 six natural populations and one laboratory line of D. melanogaster were investigated. The results obtained permit to compare the degree of predominance of the mutations, their frequency and the concentration of heterozygous mutations in populations differing as to the degree and mode of isolation (tables 1 and 2). A striking likeness has been discovered between the concentrations of lethal mutations in different populations. This likeness makes one think of a kind of equilibrium between the factors underlying the concentrations of heterozygous mutations. And so it is, indeed. In some of the populations high concentration sets in in spite of the low dominance of the normal phenotype, owing to the high mutation frequency (Uman, Nikita Gardens). In others the high concentration depends on the high dominance of the characters in the normal phenotypes. In that case high dominance allows the unfavourable mutations to accumulate in the genotype of the populations in spite of the low frequency of the mutations (Delizhan, Kashira, Serpukhov, laboratory line „Florida"). The ratio between the concentrations of heterozygous mutations and their frequencies in one generation sharply differs for different populations. From this ratio it may be inferred how many generations are necessary for a concentration to be reached characterizing a given population. It can serve as an index of the degree of predominance of the characters of the normal phenotype over the mutant characters.

A strict dependence has been revealed between the relation „r" and the degree of isolation of the population: in isolated populations „r" is larger than in non-isolated ones. The mode of isolation plays no important rôle here. The isolation seems to lead to reduced mutability and increased predominance of characters in a normal phenotype. Naturally enough, the correlation between the mutation frequency and concentration is thereby increased.

A similarity between the concentrations of heterozygous mutations in populations differing both in rate and degree of frequency is an indirect evidence pointing to the existence of a correlation between the mutability and the degree of predominance of the mutations.

The intensity of selection of heterozygous mutations is dependent on the degree of predominance of those mutations. The selection of heterozygotes is a most important factor controlling the concentrations of heterozygous mutations.

Цена 9 руб.

особенно усиленное поступление его наблюдалось от всходов до образования корзинки.

Критический период потребности в азоте занимает отрезок времени от начала образования корзинки до конца цветения.

Калий, потребность в котором у подсолнечника очень значительна, особенно необходим в период от образования корзинки до высокой спелости.

2. В раннем возрасте подсолнечник обладает способностью запасаться питательными элементами, находящимися в избытке, не испытывая недостатка в них в дальнейшем в случае вымывания их из питательной среды. Это свойство довольно резко выражено в отношении фосфора и калия и слабее в отношении азота.

3. Первоначальное внесение уменьшенных доз азота, фосфора и калия, с последующим внесением их до полной нормы, оказывает положительное влияние на урожай, так как в этом случае избегается отрицательное влияние высоких концентраций солей на молодое растение.

При этом лучшим сроком дополнительного внесения фосфора является ранняя стадия развития подсолнечника, так как к моменту образования корзинки растение уже поглощает половину всего потребного ему количества этого элемента.

Дополнительное внесение азота к моменту образования корзинки также оказалось наиболее благоприятным.

Что касается калия, то урожай подсолнечника повышался по мере более позднего его довнесения.

4. Чем более продолжителен срок лишения растений какого-либо из изучаемых элементов, тем экономнее они их расходуют на единицу сухого вещества.

5. Подсолнечник особенно усиленно поглощает питательные элементы после предварительного голодания, причем наибольшее количество фосфорной кислоты поступает в растения, лишенные азотного питания. В отношении калия наблюдалась обратная картина: при вымывании азота уменьшалось и количество поглощенного калия.

6. Пребывание подсолнечника на фосфорном питании после образования корзинки отрицательно влияет на урожай, повидимому, в силу антагонизма анионов PO_4 и NO_3, между тем как более продолжительное питание калием играет положительную роль.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт масличных культур
г. Краснодар

Поступило
10. X. 1940

ЛИТЕРАТУРА

Витынь Я. Я. Химич. исследов. по культуре подсолнечника, Краснодар 1918.
Демиденко Т. Т. ДАН, 6, 1938.
Иванов М. Журн. опытн. агроном. Юго-Востока, 1930.
Коновалов М. Изв. Киев. политехн. и-та, 1909.
Кошпаров И. В. ДАН, 9, 1938.
Людоговский А. Подсолнечник, СПб., 1869.
Мосолов И. В. Хим. соц. землед., 12, 1938.
Пронин М. Е. Подкормка сельскохозяйственных растений, Воронеж, 1937.
Стрельникова М. М. Хим. соц. землед., 5, 1937.
Фомин А. Е. Тр. И-та зерн. хоз., 3, 1933.
Чижов Б. А. Журн. опытн. агроном. Юго-Востока, 3, 1, 1926.

T. T. DEMIDENKO AND N. M. RUCHLADEVA. SOME PROBLEMS OF MINERAL NUTRITION OF THE SUNFLOWER

Summary

In order to organize a correct mineral nutrition of plants a knowledge of the critical period of their development is prerequisite.

To this effect vegetative experiments with water and sand cultures of sunflower have been carried out, as a result of which the authors have arrived at the following conclusions:

1. The critical period of the absorption of phosphorus by the sunflower is the time interval between the germination and the flowering, the largest rate of its penetration being observed in the range from germination till the formation of basket.

The critical period of the absorption of nitrogen occupies the time interval from the beginning of the formation of basket till the end of the flowering.

In the case of sunflower potassium is required in large amounts, especially in the period between the formation of basket till its wax ripeness.

2. In its early age the sunflower possesses a capacity to store nutritive elements present in excess, without suffering from their deficiency in case they are washed out from the nutritive medium. This property is sharply expressed with respect to phosphorus and potassium and to a slighter degree with respect to nitrogen.

3. A preliminary introduction of decreased amounts of nitrogen, phosphorus and potassium with their subsequent introduction till the total norm exerts a positive influence on the harvest, the negative influence being thus avoided.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiques

Р. Л. БЕРГ

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИИ DROSOPHILA MELANOGASTER ДЕЛИЖАНА (АРМЯНСКАЯ ССР)

(*Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном*)

Популяция Drosophila melanogaster Делижана была впервые исследована Дубининым и его сотрудниками в 1931 г.

Несколько тысяч мух было собрано и доставлено в Москву. В пути большинство мух погибло. Уцелевшие экземпляры послужили для выявления путем инбридинга мутаций, заключенных в их генотипе. Было изучено потомство 23 родительских пар, или 184 хромосомы ($23 \times 8^1 = 184$). Не было обнаружено ни одной мутации. Во втором поколении родственного скрещивания могли выявиться лишь видимые аутосомальные мутации, заключенные в гетерозиготном состоянии в популяции. Летальные мутации не изучались и их концентрация оставалась неизвестной. Несмотря на это, Дубинин считает популяцию Делижана примером популяции, совершенно свободной от мутаций (см. также Dobzhansky).

С точки зрения Дубинина концентрация гетерозиготных наследственных изменений в популяциях зависит в первую очередь от случайных колебаний в соотношении нормальных и мутантных аллелей. Эти случайные колебания происходят под прикрытием нормального фенотипа без участия отбора (Дубинин; Дубинин и Ромашов). Существование популяции, совершенно свободной от мутаций, Дубинин рассматривает как доказательство в пользу этой точки зрения. Однако Дубинин совсем не учел возможного влияния отбора: 23 пары мух, уцелевших при таких неблагоприятных условиях, когда тысячи их собратий погибли, не могут считаться случайной выборкой из популяции. Исследование проведено на очень маленьком материале, изучены только видимые мутации. Экспериментальный материал, таким образом, не может служить основанием для тех выводов, которые делает Дубинин.

Я думаю, что популяций, совершенно свободных от мутаций, в природе не существует. Концентрации мутаций в популяциях зависят прежде всего от частоты возникновения мутаций и от интенсивности отбора. Интенсивность отбора вновь возникающих мутаций, зависит от степени проявления их в гетерозиготном состоянии.

В 1937 и 1938 гг. я показала, что как частота возникновения мутаций, так и степень доминирования признаков нормального фено-

[1] Хромосомный набор D. melanogaster состоит из одной пары половых хромосом (I) и трех пар аутосом (II, III, IV). Гетерозиготные, сцепленные с полом мутации, могут быть выявлены уже в первом поколении. Аутосомальные мутации выщепляются во втором поколении в потомстве родственного скрещивания. Четвертая хромосома настолько мала, что ее можно не принимать в расчет. В потомстве каждой пары родителей исследовано восемь больших аутосом: четыре аутосомы отца и четыре — матери.

типа вариируют в различных популяциях и линиях Drosophila melanogaster даже при перенесении их в одинаковые условия, причем между доминантностью и мутабильностью существует закономерная зависимость [Берг (a)]. В естественных популяциях дрозофил Умани (Украина) и Никитского сада (Крым) мутабильность высока, а доминантность признаков нормального фенотипа низка, в то время как в лабораторной линии „Флорида" существуют обратные соотношения. Между тем концентрации летальных мутаций в популяциях Умани, Никитского сада и в лабораторной линии „Флорида" весьма сходны: в Умани и Никитском саду высокая концентрация летальных мутаций образуется за счет высокой мутабильности, вопреки большой интенсивности отбора гетерозиготных мутаций, лишь слабо защищенных нормальными аллеломорфами с их низкой степенью доминантности. Во „Флориде" высокая концентрация леталей образуется, наоборот, как раз благодаря слабой интенсивности отбора гетерозиготных мутаций, вопреки маленькой частоте возникновения мутаций и большей вероятности перехода мутаций в гомозиготное состояние. Высокие концентрации мутаций в разных популяциях образуются разными путями, но они всегда налицо.

С моей точки зрения отличия лабораторной линии от естественных популяций — результат длительной изоляции в лабораторных условиях. Изоляция, исключая возможность межгрупповой борьбы, привела к утере пластичности изолированной группы особей, — это и выразилось в понижении мутабильности и в повышении стойкости формообразования признаков нормального фенотипа, в частности, в повышении доминантности нормы [Берг (c, d, e, f); Берг и др.].

С этой точки зрения мы вправе ожидать, что изоляция в природе приводит в точности к тем же результатам, что и изоляция в лаборатории, а высокие концентрации вредных мутаций в генотипе изолированных популяций образуются в силу большой защищенности гетерозиготных мутаций от элиминирующего действия отбора высокой доминантностью признаков нормального фенотипа. Популяция Делижана как раз и представляет собой маленькую изолированную в горной долине популяцию.

Я занялась ее изучением в октябре 1939 г. Мухи собраны на маленькой винодельне, расположенной в саду. Здесь под навесом стояли бочки с гниющими яблоками и грушами. Сад вместе с винодельней представлял собой изолированный очаг размножения мух.

Для того чтобы учесть количество аберрантных форм в фенотипе популяции, собранные мухи просматривались под бинокуляром и были учтены все уклонения от нормы. Эта работа проделана в Делижане. Несколько сот мух были посажены в пробирки на корм, изготовленный из агара и изюма, и доставлены в Москву. В пути погибли лишь единичные экземпляры мух.

В Москве изучен характер наследования аберраций, найденных в фенотипе популяции. Аберрантные самцы были скрещены с нормальными девственными самками из линии „Делижан", а аберрантные самки — с нормальными самцами, пойманными в Делижане. В потомстве этих скрещиваний мухи снова просматривались под бинокуляром и были учтены все уклонения от нормы. В потомстве каждой пары производилось от двух до шести скрещиваний братьев и сестер. Во втором поколении снова учтены уклонения от нормы.

Этот опыт позволил установить характер наследования и степень доминантности аберраций, найденных в фенотипе популяции, и приблизительно учесть концентрацию видимых мутаций, заключенных в гетерозиготном состоянии в генотипе популяции.

Для того чтобы выявить летальные мутации, заключенные в гетерозиготном состоянии в генотипе делижанских дрозофил, дикие самцы, привезенные из Делижана, были скрещены индивидуально с самками $\frac{Cysp}{apl}$ и опыт был проведен обычным путем. В F_3, кроме летальных мутаций, были учтены также семилетальные мутации, видимые мутации и мутации стерильности.

Нормальные мухи из тех культур, в которых не обнаружено никаких мутаций, изогенные по второй хромосоме делижанской популяции, послужили для определения частоты возникновения летальных мутаций во второй хромосоме. Частота возникновения мутаций учитывалась в потомстве каждого самца отдельно. Это позволило учесть мутации, возникшие при выведении изогенных линий. Таким образом учтена частота возникновения мутаций в одном поколении.

Частота возникновения мутаций в половой хромосоме учитывалась с помощью линии $\frac{C\,l\,B}{sc\,v\,f\,car}$. Самцы для этого опыта взяты из линии „Делижан" после того, как она просуществовала в лаборатории несколько поколений. Частота возникновения мутаций как в половой хромосоме, так и во второй учитывалась, таким образом, в лабораторных условиях. Как показали мои опыты (*g*), частота возникновения мутаций не меняется при переносе мух из природы в лабораторные условия, так что мутабильность, обнаруженная в линии „Делижан" в лабораторных условиях, характерна, по всей вероятности, и для популяции Делижана.

Наконец, изучено влияние летальных мутаций на жизнеспособность гетерозигот.

В начале ноября 1939 г. я изучила также естественную популяцию дрозофил Еревана. Это—большая неизолированная популяция. Мухи собраны в винных подвалах завода „Арарат". Изучено количество аберрантных форм в фенотипе популяции, концентрация мутаций в генотипе популяций, частота возникновения видимых мутаций в половой хромосоме и наследование аберраций, найденных при просмотре мух, выловленных в естественных условиях.

Количество аберраций, найденных в фенотипе популяций, представлено в табл. 1. В число аберрантных не вошли мухи, отличающиеся темной окраской тела. Они встречаются часто во всех популяциях.

Таблица 1

Количество аберрантных форм в фенотипе популяций Drosophila melanogaster Делижана, Еревана, Умани и Никитского сада

Популяция	Число пойманных мух	Аберрантные формы	
		число	%
Делижан, 1939	9 700	388	$4 \pm 0{,}19$
Ереван, 1939	5 307	344	$6{,}5 \pm 0{,}34$
Умань, 1937	20 526	1 945	$9{,}5 \pm 0{,}20$
Никитский сад, 1937	15 025	1 180	$7{,}9 \pm 0{,}22$

Разница: Умань—Делижан . . . . $5{,}5 \pm 0{,}29$; $\frac{Diff}{mdiff} = 19$

Разница: Никитский Сад—Делижан $3{,}9 \pm 0{,}30$; $\frac{Diff}{mdiff} = 13$

Разница: Ереван—Делижан . . . . $2{,}5 \pm 0{,}39$; $\frac{Diff}{mdiff} = 6{,}4$

В Дилижане собрано 9700 мух (4462 ♀♀ и 5238 ♂♂); 388 (187 ♀ и 201 ♂) оказались аберрантными (4 ± 0,19%) (табл. 1). Процент аберрантных самок — 4,2, аберрантных самцов — 3,8. Аберрантные особи встречаются в Дилижане реже, чем в других популяциях. Степень выражения аберраций, найденных в Дилижане, меньше, чем в Умани, Никитском саду и Ереване.

Среди 5238 самцов, выловленных в естественных условиях, 2 оказались носителями сцепленной с полом мутации yellow (0,038%) и 2 — crossveinless. Процент самцов, несущих сцепленные с полом мутации в природе, равен 0,076 (табл. 2).

Таблица 2

Количество сцепленных с полом мутаций, найденных в фенотипе популяций D. melanogaster и частота их возникновения в потомстве диких мух

Популяция	Где найдены мутации	Число самцов	Мутации		Yellow	
			число	%	число	%
Умань	В фенотипе популяции	10159	31	0,305	25	0,24
	В потомстве диких мух	20144	32	0,16	30	0,15
	Всего	30303	63	0,21	55	0,19
Никитский сад	В фенотипе популяции	8375	24	0,29	16	0,19
	В потомстве диких мух	12472	23	0,18	12	0,10
	Всего	20847	47	0,23	28	0,14
Ереван	В фенотипе популяции	2759	9	0,33	7	0,25
	В потомстве диких мух	5442	6	0,11	6	0,11
	Всего	8201	15	0,19	13	0,16
Дилижан	В фенотипе популяции	5238	4	0,076	2	0,038
	В потомстве диких мух	14144	10	0,071	7	0,049
	Всего	19382	14	0,072	9	0,047
Лабораторная линия „Флорида"	В потомстве нормальных мух	8880	0	0	0	0

Для того чтобы изучить характер наследования аберраций, найденных при просмотре дилижанских мух, было изучено 109 аберраций. Среди них 48 оказались наследственными изменениями и 61 ненаследственной. 4 мутации были сцеплены с полом и рецессивны: 2 yellow и 2 crossveinless, о которых только что упоминалось. Среди 44 аутосомальных мутаций 7 рецессивны (15,9%), одна доминантна (2,3%) и 36 (81,8%) неполно доминантны. Степень проявления неполнодоминантных мутаций в Дилижане оказалась значительно ниже, чем в популяциях Умани и Никитского сада (табл. 3) [1].

[1] В Ереване изучено наследование 60 аберраций. 34 из них оказались наследственными: 6 сцепленных с полом и 28 аутосомальных. Среди аутосомальных 4 полнодоминатных (коричневые глаза, расплывчатые жилки, черное тело) и 1 мутация, вызывавшая недоразвитие жилок крыла, отсутствие глазков и многих щетинок. Среди остальных 24 19 были неполнодоминантными. Сцепленные с полом мутации были — 5 yellow и 1 типа carnation. 3 yellow и мутация типа carnation рецессивны; 2 мутации yellow обнаруживали некоторую степень доминантности. Гетерозиготные самки были желтоватого цвета и отличались этим от своих нормальных сестер.

Таблица 3

Появление видимых мутаций с одинаковым фенотипическим выражением в разных популяциях D. melanogaster в потомстве (F_1) скрещивания аберрантной особи с нормальной из той же популяции

Мутация	Процент особей, проявляющих мутантный признак BF_1 в популяциях		
	Умани	Никитского сада	Делижана
Analis incompletus	6,9 ± 0,99	7,7 ± 0,94	3,3 ± 1,40
Веточка	16,2 ± 0,75	15,5 ± 2,5	0,65 ± 0,46
Crossvein incompletus . . .	7,2 ± 0,89	9,6 ± 1,9	1,5 ± 1,05
Plexus	27,1 ± 3,38	16,2 ± 2,96	13,5 ± 0,83
Расплывчатые жилки . . .	53,4 ± 5,31	55,7 ± 5,04	18,3 ± 1,4
Темное тело	53,6 ± 1,39	33,7 ± 1,30	16,7 ± 0,84

Среди 109 мух, послуживших для анализа наследования аберраций было 58 самок и 51 самец. Подсчет самцов и самок в потомстве каждой аберрантной мухи показал, что из 58 самок, выловленных в природных условиях, 1 была гетерозиготна по сцепленной с полом летальной мутации (в ее потомстве было 165♀ и 85♂, при проверке в следующем поколении наличие летальной мутации подтвердилось) и 1 самка была гетерозиготна по мутации yellow (в ее потомстве было 30 самок, 10 серых самцов и 12 желтых).

В потомстве индивидуальных скрещиваний мух, выловленных в Делижане, было просмотрено 14144 самца. Среди них обнаружено в качестве единичных экземпляров 10 сцепленных с полом мутаций (0,071%): 7 из них были yellow (0,049%), 1 white, 1 forked и 1, сходная с carnation. Эти числа показывают, что частота возникновения сцепленных с полом мутаций в естественной популяции Делижана равна концентрации этих мутаций в фенотипе популяции.

Частота возникновения сцепленных с полом мутаций в популяции Делижана меньше, чем в популяциях Умани, Никитского сада и Еревана (табл. 2).

В потомстве 109 скрещиваний в результате инбридинга могли выщепиться мутации, заключенные в гетерозиготном состоянии в 872 больших аутосомах (109 × 8). Выщепилось 42 мутации, или 4,8%. При таком способе выявления мутаций многие из них могли ускользнуть от наблюдателя в силу слабой жизнеспособности мутантных особей, либо в силу неполного проявления мутации, либо просто случайно та или иная хромосома могла не перейти в гомозиготное состояние. Метод инбридинга не пригоден для количественного учета мутаций, заключенных в гетерозиготном состоянии в генотипе популяции.

Изучение концентраций мутаций не путем родственных скрещиваний, а с помощью доминантных маркирующих генов и запирателей перекреста дает гораздо более точные показатели. Результаты такого опыта по выявлению мутаций во второй хромосоме в популяциях Делижана и Еревана приведены в табл. 4. Для сравнения приведены данные для III хромосомы Никитского сада.

В Делижане изучено 255 хромосом и обнаружено 70 летальных мутаций (27,4%). Мухи в остальных 185 культурах просмотрены и подсчитаны с целью выявить видимые мутации и семилетальные мутации. Найдено 18 видимых мутаций (9,7%) и 5 (2,7%) семилетальных мутаций, более чем на 80% понижающих жизнеспособность гомозигот. 64 культуры, где мухи, гомозиготные по второй хромосоме,

Таблица 4

Концентрации мутаций в генотипе популяций Делижана и Еревана во второй хромосоме и в генотипе популяции Никитского сада в третьей хромосоме

	Делижан			Ереван			Никитский сад		
	Число изученных хромосом	Мутации		Число изученных хромосом	Мутации		Число изученных хромосом	Мутации	
		число	%		число	%		число	%
Летали	255	70	27,4	223	48	21,5	250	49	19,6
Семилетали . . .	185	5	2,7	175	14	8	187	7	3,7
Видимые	185	18	9,7	175	26	14,8	201	21	10,1
Мутации стерильности	64	15	23,4	102	13	12,8	187	21	11,2
Мутации семистерильности . .	49	5	10,2	89	3	3,4			
Общее число мутаций и суммарный процент . . .		113	73,4		104	60,5		98	44,6

выглядели нормально, были исследованы с целью выявить мутации стерильности, затрагивающие самок. Найдено 15 мутаций стерильности (23,4%). Среди остальных 49 культур в 5 плодовитость самок резко снижена (10,2%). Всего обнаружено 113 мутаций (суммарный процент — 73,4) в одной из четырех больших аутосом. Насыщенность всего генотипа популяции Делижана 293,6% или в среднем на 1 особь в популяции приходится 3 гетерозиготных мутации.

32 линии, содержащие летальную мутацию, послужили для изучения влияния летальных мутаций на жизнеспособность гетерозиготных особей. Мухи *Cy* (загнутые крылья), гетерозиготные по летальным мутациям, выделенным из популяции, скрещивались с нормальными мухами из линии „Делижан"; в их потомстве подсчитаны мухи с загнутыми крыльями (*Cy*), свободные от летальной мутации, и мухи с нормальными крыльями, гетерозиготные по летальной мутации. Соотношение обоих классов зависит от того, насколько летальная мутация влияет на жизнеспособность гетерозигот. Было обнаружено, что из 32 летальных мутаций одна понижала и одна, напротив, повышала жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии в лабораторных условиях [Берг (b)]. По данным Мазинг, летальные мутации, выделенные из популяции D. melanogaster Никитского сада в 30,8% случаев понижают жизнеспособность гетерозигот на личиночной стадии в лабораторных условиях.

Таблица 5

Частота возникновения летальных мутаций в различных популяциях

	Делижан			Умань	Никитский сад	„Флорида"
	Число изученных хромосом	Летальные мутации		% летальных мутаций		
		число	%			
I	752	1	0,13 ± 0,13	1,2 ± 0,38	0,83 ± 0,26	0,096 ± 0,096
II	511	2	0,39 ± 0,27	4,2 ± 0,94	1,27 ± 0,42	0,35 ± 0,35

Очевидно, доминантность признаков нормального фенотипа выше в Делижане, чем в Никитском саду. Мутабильность, напротив, гораздо ниже. Мы видели это уже на примере сцепленных с полом видимых мутаций. То же справедливо и для летальных мутаций. Данные относительно частоты возникновения летальных мутаций в популяциях Делижана, Умани, Никитского сада и „Флориды" приведены в табл. 5. Данные относительно частоты возникновения летальных мутаций в популяции Умани взяты из работы Оленова и Хармац.

Популяция Делижана характеризуется столь же низкой частотой возникновения летальных мутаций, как и лабораторная линия „Флорида".

Высокая концентрация мутаций в генотипе популяций Делижана зависит от малой интенсивности отбора гетерозиготных мутаций [Берг (h)]. Они хорошо защищены высокой доминантностью признаков нормального фенотипа от элиминирующего действия отбора. Ни родственные скрещивания, вероятность которых больше в условиях изоляции, чем в неизолированных популяциях, ни малая мутабильность не могут противостоять этому накоплению вредных мутаций в генотипе популяции.

Изучение популяции Делижана показало, что изоляция в естественных условиях приводит к тем же результатам, что и изоляция в лабораторных условиях. Изолированная популяция Делижана характеризуется малой мутабильностью и высокой степенью доминантности признаков нормального фенотипа. Эта высокая доминантность и обусловливает огромную концентрацию гетерозиготных мутаций в генотипе популяции Делижана.

Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
22. X. 1942

ЛИТЕРАТУРА

Берг Р. Л. (a) Диссертация, ЛГУ, 1939; (b) ДАН, **32**, 71, 1941; (c) ДАН, XXXVI, 2,79, 1942; (d) ДАН, XXXVI, 4—5, 179, 1942; (e) ДАН, XXXVI, 7, 228, 1942; (f) ДАН, XXXVI, 9,3044, 1942; (g) ДАН, **34**, 221, 1942; (h) Изв. АН СССР, сер. биол. 2, 1944;
Берг Р. Л. и др. Журн. общ. биол., **2**, 143, 1941.
Дубинин Н. П. Журн. эксп. биол., 5—6, 463, 1931.
Дубинин Н. П. и Ромашов Д. Д. Биол. журн., 5—6, 52, 1932.
Дубинин Н. П. и др. Биол. журн., **3**, 166, ч. I и II, 1934.
Мазинг Р. А. ДАН, **25**, 65, 1939.
Оленов Ю. М. и Хармац. И. С. ДАН, **19**, 409, 1938.

R. L. BERG. GENETICAL ANALYSIS OF THE DROSOPHILA MELANOGASTER POPULATION OF DELIZHAN (ARMENIA)

Summary

The first to investigate the concentration of visible mutations in the population of Delizhan was Dubinin. In order to detect them Dubinin used the method of inbreeding. He arrived at a conclusion that the population of Delizhan contains no heterozygous mutations. According to this author, the existence of such a population should mean that the degree of saturation of the genotype of some populations with heterozygous mutations is dependent on casual variations in the concentration of individual mutations. The method of inbreeding is unfit however for a quantitative record of mutations enclosed in a heterozygous state in the genotype of the populations. Besides, Dubinin's material was not taken at random, but was subjected to a rigorous selection. To my opinion, there exist no populations exempt from heterozygous mutations.

The accumulation of heterozygous mutations within a population is a strictly regular process based on the rate of mutations and frequency of their elimination both in the homozygous and heterozygous state. The rate of elimination of heterozygotes is dependent on the degree of dominance of the characters of a normal phenotype over those of the mutant forms. An inverse correlation has been found to exist between the mutation rate and the degree of dominance of the characters of a normal phenotype. Because of the existence of an inverse correlation in some of the populations, high concentrations are formed, owing to the high mutation rate and in spite of the low dominance of the characters of the normal phenotype, which but poorly protect an individual heterozygous as to mutations against elimination (Uman, Nikita Garden). In other populations and lines high concentrations of heterozygous mutations are formed in spite of the low mutation rate, owing to a high degree of dominance, which permits a huge number of mutations to accumulate under the protection of the normal phenotype (line „Florida", Kashira, Serpuhov). Special care was taken in order that the material be taken at random. The concentration of mutations in the population of Delizhan was studied with the aid of markers and crossing-over suppressors. For this purpose the line $\frac{Cy\,sp}{apl}$ was applied. The study embraced the concentration of lethals, and semi-lethals (reducing the viability of the homozygous class by more than 80 per cent) (Table 4). Moreover, the frequency of occurrence of lethal mutations in the x-chromosome and in the second chromosome (Table 5), and the frequency of occurrence of visible mutations in the x-chromosome (Table 2) were also investigated.

I have also studied the degree of dominance of the visible mutations found when examining wild flies (Table 3), as well as the degree of dominance of the lethal mutations isolated from the population. Data are also given for the number of aberrant forms found during the examination of a phenotype of wild flies (Table 1). For the sake of comparison data are adjoined, referring to the populatios from Uman, Nikita Gardens, Erevan and for the laboratory line „Florida". It has been found that the concentration of mutations in the genotype of the populations of D. melanogaster from Delizhan is an enormous one. The total percentage makes up 73.4 in one of the large autosomes. The saturation of the genotype of the Delizhan populations is 293.6 per cent, which makes a mean of 3 heterozygous mutations per one individual in the population. The mutation rate of the Delizhan population is a rather low one. The dominance of characters of a normal phenotype is high. It is the high degree of dominance that is responsible for the enormous concentration of the heterozygous mutations in the genotype of the Delizhan populations.

The Delizhan population of D. melanogaster is isolated in a mountain valley. The low rate of mutation and high dominance of normal characters in the Delizhan population should to my opinion be referred to the isolation which, by eliminating competition among the separate groups, prevents an increase of the specific plasticity of the group.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологич. наук № 1, 1944 Classe des sciences biologiques

А. А. РИХТЕР

О ЛИЧИНКАХ И ЭКОЛОГИИ ЖУКОВ-ЗЛАТОК РОДА LAMPRA LACORD. (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE)

(*Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном*)

Европейские виды златок из рода Lampra Lacord. давно привлекли внимание лесоводов причиняемыми ими часто очень значительными повреждениями липы и ильмовых пород. Ниже приведены некоторые уточняющие данные относительно личинок двух видов L. bella Gory и L. decipiens Mnnh.

Во время летней работы в Приморском крае в 1937 г. мне удалось наблюдать отдельные моменты из жизни четырех дальневосточных видов жуков-златок рода Lampra, образ жизни которых был мало, а то и вовсе неизвестен. Работа производилась в окрестностях г. Ворошилова Уссурийского, на горно-таежной станции Академии Наук СССР (Кривой ключ) и в Супутинском заповеднике той же станции. Материал был определен мною в Зоологическом институте Академии Наук СССР в Ленинграде в 1940 г. и, по возможности, сравнен с типами и аутентичными экземплярами, имеющимися в коллекциях этого института.

Различение даже обычных европейских видов рода Lampra является трудным; что же касается дальневосточных видов, то оно было совершенно невозможно до выхода в свет работы Obenberger.

Ввиду того, что определение личинок рассматриваемого рода трудно и недостоверно, ниже дана краткая характеристика личинок рода Lampra, составленная на основе нового сравнительного материала.

Для определения личинок семейства златок (Buprestidae) и подсемейства Buprestinae необходимо сделать препарат хитинового покрова опорных площадок переднегрудного сегмента и иметь неповрежденной заднегрудь.

Личинки рода Lampra могут быть определены по следующим признакам: заднегрудь с двумя гладкими двигательными бугорками, срединная продольная бороздка переднегруди продолжена в обе стороны вдоль заднего края опорной площадки. Верхние челюсти (мандибулы) с тремя зубцами на вершинах (личинки сильно стачивают режущий край мандибул, поэтому очертания его изменяются и как признак для различия ненадежны). Опорные площадки переднегрудного сегмента покрыты микроскопическими коническими хетоидами. Сильно склеротизованное поле передней части V-образных бороздок переднеспинки не менее чем вдвое шире этих бороздок; нормальные хетоиды вокруг него вплотную подходят к измененным, укороченным и на вершинах закругленным хетоидам, сидящим у края бороздок, и связаны с ними постепенным переходом; иногда измененных хетоидов вовсе нет. Длина объединенной части V-образных бороздок переднеспинки составляет 0,3—0,5 длины свободных ветвей этих бороздок. Свободные концы V-образных бороздок отогнуты наружу.

Личинки рода Lampra развиваются обычно под корой еще живых деревьев и повреждают (в пределах СССР) Ulmus, Quercus, Tilia, Cerasus, Malus.

Существенных различий между личинками родов Dicerca Eschz.,[1] Poecilonota Eschz[2]. и Lampra Lacord.,[3] входящих в трибу Dicercini (Poecilonotini) и родов Perotis Spin.,[4] Capnodis Eschz[5]., входящих в трибу Psilopterini (Capnodini), не удается найти. Это указывает на искусственность разделения этих групп друг от друга, принятого в настоящее время (Obenberger, Théry). Личинки Lampra наиболее близки к личинкам Poecilonota и Dicerca, что вполне соответствует систематическому положению этого рода.

Различия между личинками различных видов рода Lampra достаточно четко выражены. Отдельные наиболее характерные признаки этих личинок приведены ниже.

1. Lampra bella Cast.

Экология, а также взрослый жук и личинка описаны у Тер-Григоряна. Личинка сильно отличается от личинок прочих видов Lampra сильным развитием измененных хетоидов, образующих суживающуюся назад непрерывную кайму вдоль краев V-образных бороздок переднеспинки; последние сильнее, чем у других видов этого рода, расходятся назад; расстояние между их концами составляет 0,6 длины свободной части каждой бороздки. Длина объединенной части V-образных бороздок составляет 0,8 длины их свободных ветвей; объединенная часть без сильнее склеротизованного и сильнее окрашенного пятна. Развивается под корой черешен (Cerasus avium), реже вишен (C. vulgaris); вредит в Южном Закавказье.

2. Lampra decipiens Mnnh.

Экология описана Шевыревым и приведена у Старка; признаки взрослых жуков имеются в обычных определителях.

Личинка. Те признаки, которые так сильно выражены у личинки предыдущего вида, у этого вида выражены гораздо слабее: укороченных измененных хетоидов по краям V-образных бороздок очень немного, они образуют кое-где короткие ряды по нескольку штук, V-образные бороздки на немного меньший угол расходятся назад, расстояние между их концами немного превышает половину длины свободной части бороздки. Длина объединенной части V-образных бороздок равна 0,3 длины их свободных частей, объединенная часть без сильнее склеротизованного пятнышка, сильно расширена вперед. Развивается под корой ильмовых пород (Ulmus).

3. Lampra pretiosa Mnnh.

Окраска верхней стороны жука золотисто-зеленая с медным блеском, боковые края переднеспинки и не резко отграниченная полоса

---

[1] Dicerca chlorostigma Mnnh. Крым, Алуштинский район, граб, 10. X. 1935, Буковский; D. obtusa Kr. Южноказахстанская область, Бостандыкский район, грецкий орех, 2. XI. 1936, Корженевская.

[2] Poecilonota variolosa Pk. Ленинградская область, Старый Петергоф, осина 18. III. 1935, Рихтер.

[3] Lampra bella Cast. Армения, Мегри, черешня, 16. V. 1937, Тер-Григорян; L. decipiens Mnnh. Саратовская область, Самойловка, вяз, 12. X. 1936, Рихтер; L. suvorovi Obenb. и L. virgata Mots. (см. ниже).

[4] Perotis cuprata Klug. Армения, Ереван, корни молочая (buphorbia sp.), 8. III. 1935, Рихтер,

[5] Capnodis henningi Fald. Армения, Мегри, персик, 21. V. 1937, Тер-Григорян; C. tenebrionis L. Ворошиловск (Ставрополь); C. miliaris Klug., Туркмения, Копет-Даг, тополь, 1935, Арнольди.

вдоль бокового края надкрылий от плеч до вершин (но не самые боковые края) золотисто-красные. Переднеспинка сужена от основания вперед со слегка закругленными боками, с пятью продольными черными полосами, из которых только срединная прямая и непрерывная, остальные — более или менее извилистые и прерванные. Щиток вдвое шире своей длины, гладкий, блестящий; надкрылия с выдающимися плечевыми буграми, со сглаженными блестящими промежутками между прищитковыми бороздками. Стволы главных жилок надкрылий (четные промежутки) с рядами мелких черных пятнышек, две задние промежуточные (нечетные промежутки у шва) с рядами еще более мелких таких же пятнышек, создающих пятнистость, сгущенную в пришовной части надкрылий; все точечные бороздки надкрылий слабо углубленные, несколько сильнее углублены по направлению к щитку. Пунктировка вдоль середины груди и первого стернита брюшка сегментна и изрежена; бороздка, окаймляющая задний отросток переднегруди глубока и далеко отстоит от его края. У самца анальный стернит глубоко полукругло вырезан, у самки он с неглубокой широкой вырезкой на вершине. Длина тела жуков 11,5—17 мм.

Лёт и спаривание жуков наблюдались 2,16 и 19. VI. 1937 г. на территории горно-таежной станции Академии Наук СССР (Кривой ключ) на дикой яблоне (Malus manshurica Max.), усыхающей, одиноко стоящей, с диаметром ствола около 30 см на высоте груди. Жуки держались большей частью в разреженной кроне дерева, на стволе, сучьях и ветвях и при ярком солнце были чрезвычайно подвижны. Остатки взрослого жука, погибшего в камере окукления, были найдены 16. VII. 1937 г. под корой ствола дикой яблони, почти нацело погибшей, диаметром около 10 см на высоте груди, приблизительно в 100 м от предыдущего дерева, вместе с молодыми личинками Dicerca sp. Старые ходы, в том числе и упомянутая выше камера окукления, не были углублены в древесину, но располагались под корой и в коре. Заселению подвергаются уже усыхающие деревья дикой яблони, но вполне возможно повреждение и культурных яблонь.

4. Lampra suvorovi Obenb.

Значительно мельче предыдущих видов, по окраске жуки напоминают L. decipiens, но боковая красная полоса надкрылий идет по крайней мере на их вершинной половине по самому их краю; переднеспинка, как у L. decipiens, но с тремя черными пятнами с каждой стороны средней черной продольной полосы, представляющими собою остатки парных продольных полос. Щиток в длину составляет 2/3 своей ширины, зеленый, не густо точечный. Надкрылия, как у L. decipiens, но промежутки между точечными борозками на них еще более плоские, широкие, только слегка возвышенные у шва, черные пятна на них более редкие и относительно крупные. Пунктировка нижней стороны и бороздка, окаймляющая задний отросток переднегруди, как у L. tschitscherini; самец отличается широкой, округленно-трапециевидной вырезкой на вершине анального стернита, самка — неглубокой, округлой вырезкой там же. Длина 8—11 мм.

Личинка. Опорные площадки переднеспинки и переднегруди без измененных хетоидов по краям бороздок, V-образные бороздки переднеспинки, сильно расходящиеся назад, расстояние между их концами составляет немного более половины длины свободной части каждой бороздки. Посредине слабо расширенной вперед, объединен-

ной части этих бороздок имеется треугольное сильнее склеротизованное желтое пятнышко. Объединенная часть V-образных бороздок составляет в длину 0,3 длины их свободных ветвей. Длина личинки до 15 мм.

Взрослые жуки встречались нередко на стволах белокорого ильма (Ulmus japonica Sarg.), иногда и на других деревьях, например, на монгольском дубе (Quercus mongolica Fisch.), однако, всегда в непосредственной близости от деревьев ильма. Довольно значительный лёт жуков наблюдался 12. VII. 1937 г. в молодом порослевом насаждении на месте лесосеки после пожара в горно-таежной станции Академии Наук СССР и 1. VII. 1937 г. на старых отдельно стоящих ильмах в пойме р. Супутинки при впадении в нее р. Кривого ключа и несколько выше. Личинки были добыты 4. VII. 1937 г. из-под коры поврежденного затеской дерева белокорого ильма, диаметром около 30 см на уровне груди, в Супутинском заповеднике на окраине расчищенного участка в тайге по р. Каменке. Принадлежность их к этому виду установлена по наличию в камерах окукления готовых к вылету взрослых жуков, причем этими камерами окукления заканчивались ходы, совершенно подобные тем, что содержали личинок, но расположенные по стволу выше, вне участка, затененного высокой травой. Очевидно, это затенение несколько задержало развитие добытых личинок. Заселение упомянутого дерева не было повторным и распространялось от 1 до 2 м от уровня почвы выше глубокой затески, привлекавшей многочисленных насекомых обильным истечением сока. Ходы были прогрызаны под корой, еле задевали заболонь, окукление происходило также под корой; на поврежденных местах кора отсыхает, что ведет к дальнейшему отмиранию древесины и постепенному усыханию дерева. Стволы и сучья крупных ильмов диаметром до 1,5 м на уровне груди в упомянутом выше участке поймы р. Супутинки, где наблюдался лет этой златки, подвергались, повидимому, многолетнему заселению этим вредителем, причем часть из них частично или полностью усохла.

Этот вид биологически аналогичен европейским Lampra decipiens и L. mirifica Muls., повреждающим вязы (Ulmus), и не менее опасен, чем они, для слегка поврежденных или находящихся в неблагоприятных условиях (периодическое затопление) деревьев.

5. Lampra tschitscherini Sem.

Верхняя сторона жука зеленая с золотисто-красной полосой вдоль боковых краев переднеспинки и надкрылий, но не по самому их боковому краю; эта полоска нерезко отграничена от зеленых частей надкрылий. Переднеспинка с почти параллельными боками в основной трети, далее закругленно сужена вперед, с одной срединной продольной полосой и двумя черными пятнами у основания. Щиток весь зеленый, равномерно мелко точечный, матовый, вдвое шире своей длины. Надкрылия параллельносторонние или чаще слегка расширенные от плеч назад до 2/3 своей длины, откуда сужены к вершинам. Точечные бороздки их у щитка более глубокие, промежутки между ними у шва несколько возвышены, прищитковый промежуток матовый, так же сильно точечный, как и остальные; величина и расположение пятнышек на надкрылиях приблизительно такое же, как у L. pretiosa. Пунктировка вдоль середины нижней стороны тела такая же, как и на боках; бороздка, окаймляющая задний отросток переднегруди, неглубокая и сильно приближена к его краям. Анальный стернит у самца с большой, у самки с небольшой полукруглой вырезкой. Длина тела 11—15 мм.

По р. Кривому ключу, несколько выше территории горно-таежной станции, 27. VII. 1937 г. наблюдалось спаривание и откладка яиц одной самкой на ветровальном, но живом стволе амурской липы Tilia amurensis Kom. По выбору кормового растения этот вид, насколько можно судить по этому наблюдению, является аналогом европейской Lampra rutilans F., повреждающей липы.

6. Lampra virgata Motsch.

Жуки очень явно отличаются от предыдущих видов окраской и несколько напоминают L. bella; сверху от медно-красного до изумрудно-зеленого цвета, без отличной по цвету каймы переднеспинки и надкрылий, переднеспинка с пятью черно-синими пятнами, представляющими собой укороченные продольные полосы; надкрылия — каждое вдоль шва с пятью крупными такими же пятнами, захватывающими в ширину не один промежуток между бороздками надкрылия, как у предыдущих видов, но сразу от 2 до 5 промежутков между бороздками. Кроме того, имеется непостоянное число мелких пятен на внешних частях надкрылий. Самец отличается широкой вырезкой на вершине анального стернита, у самки эта вырезка небольшая, полукруглая. Длина тела 8,5—12 мм.

Личинка, соответственно глубоким отличиям этого вида от L. decipiens и L. suvorovi, также сильно отличается от их личинок, однако, меньше приближается к L. bella, чем можно было бы ожидать по строению и окраске взрослых жуков. Опорные площадки переднегрудного сегмента без измененных хетоидов по краям бороздок; V-образные бороздки переднеспинки расходятся на больший угол, чем у других видов Lampra, как у L. bella; расстояние между их концами составляет 0,6 длины свободных ветвей; объединенная передняя часть их очень длинная, достигает почти половины длины свободных ветвей этих бороздок, не расширенная вперед, параллельносторонняя, с сильнее склеротизованным желтым пятнышком в передней трети. Длина личинки до 16 мм.

Лёт взрослых жуков, спаривание и откладка яиц наблюдались 11 и 12. VII. 1937 г. в поврежденном весной 1937 г. пожаром молодом порослевом насаждении, образовавшемся на месте лесосеки над территорией горно-таежной станции Академии Наук СССР, на дубах (Quercus mongolica Fisch.). Откладка яиц прослежена на стволах как усыхающих, так и едва затронутых пожаром молодых дубов до 15 см в диаметре на высоте груди, в области толстой коры; тонкой коры эта златка для заселения, повидимому, избегает. Личинки были добыты из-под коры ствола молодого усохшего дерева монгольского дуба (Quercus mongolica) до 10 см в диаметре, сильно поврежденного, кроме того, долгоносиком Carcilia strigicollis Roel. (Pissodini) (определен Ф. К. Лукьяновичем, Ленинград), в пределах этого же насаждения, 11. VII. 1937 г.

Личинки протачивают ходы под корой, почти не углубляющиеся в заболонь, окукление происходит в коре. В условиях наблюдений эта златка проявляла себя только как вторичный вредитель, на здоровых деревьях заселения не наблюдалось. Взрослые жуки легко заметны на коре дубов из-за своей очень яркой окраски. Повреждение монгольского дуба наблюдалось совместно со златками Chrysobothris amurensis Pic., Chr. pulchripes Fairm. и Agrilus smaragdinus Sols., развивающимися, в отличие от Lampra virgata, под тонкой корой верхней части ствола и сучьев тех же деревьев.

Принадлежность личинок к этому виду была доказана совместным с ними нахождением остатков жуков, а впоследствии и выводом из них взрослых жуков. Нахождение в ходах (камерах окукления) остатков погибших жуков, наряду с личинками, указывает, повидимому, на повторное заселение этой златкой одних и тех же деревьев.

Выводы

1. Надежным признаком для различения личинок групп Dicercini (Poecilonotini) и Capnodini (Psilopterini) до рода является строение и вооружение опорных площадок их переднегрудного сегмента. В отдельных родах, как например в роде Lampra Lacord., эти признаки пригодны и для различия видов. Рассмотренные виды жуков златок являются в значительной степени олигофагами (особенно Lampra), с чем связано большое разнообразие в строении их опорных площадок, являющихся одним из основных органов движения личинки по прогрызаемому ею ходу.

2. Группы (трибы) Dicercini (Poecilonotini)и Capnodini (Psilopterini) весьма близки между собой, что доказывает большая близость их личинок сравнительно с личинками представителей других триб семейства златок (Buprestidae).

3. Дальневосточные представители рода Lampra, подобно европейским, являются серьезными вредителями лесных и плодовых деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

Рихтер А. А. Изв. Арм. Фил. АН СССР, 4—5, 239, 1940.
Старк В. Н. Вредные лесные насекомые, 267, 1931.
Тер-Григорян М. А. Зоол. сб. Арм. фил. АН СССР, II, 47, 1940.
Шевырев И. Описание насекомых степных лесничеств, 69, 1893.
Obenberger J. Sborn. Ent. odd. Narod. Mus. Pr., 12, 107, 1934.
Théry A. Mem. Soc. Sc. Nat. Maroc, XIX, 253, 1930.

A. A. RICHTER. THE LARVAE AND THE ECOLOGY OF BEETLES OF THE GENUS LAMPRA LACORD.

Summary

1. A safe character, permitting to distinguish the larvae of groups Dicercini (Poecilonotini) and Capnodini (Psilopterini) up to the genus, is the structure and the arming of the thrust planes of their anterior thracic segment. In the separate genera, for instance in the genus Lampra Lacord., these characters may also be used to distinguish the species. The studied species of beetles are to a considerable extent oligophagues (especially the Lampra). This fact accountis for the great diversity of structure of their thrust planes serving as one of the locomotive organs of the larvae in securing their movement along the gnawed through passages in the tree.

2. The groups (tribes) Dicercini (Poecilonotini) and Capnodini (Psilopterini) closely approach each other which is proved by a great likeness of their larvae as compared with the larvae representing other tribes of the same family (Buprestidae).

3. The far east representatives of the genus Lampra alike those of th Europe are dangerous vermins with respect to the forest and fruit trees